Número 119 · abril 2017 ISSN 2448-7589



Distribución espacial, estructura de tamaños y reproducción de *Astrophytum ornatum* (Cactaceae)

INECOL

Acta Botanica Mexicana

núm. 119 Abril 2017



Acta Botanica Mexicana (ISSN 2448-7589) es una publicación del Instituto de Ecología, A.C. que aparece cuatro veces al año. Da a conocer trabajos originales e inéditos sobre temas botánicos y en particular los relacionados con plantas mexicanas. Todo artículo que se presente para su publicación deberá dirigirse al Comité Editorial de Acta Botanica Mexicana. Pueden reproducirse sin autorización pequeños fragmentos de texto siempre y cuando se den los créditos correspondientes. La reproducción o traducción de artículos completos requiere el permiso de la institución que edita la revista. Las normas editoriales e instrucciones para los autores pueden consultarse en la página abm.ojs.inecol.mx.

Acta Botanica Mexicana está actualmente incluida en los siguientes índices y bases de datos de literatura científica: Biological Abstracts, BIOSIS Previews, Dialnet, Índice de Revistas Mexicanas de Investigación Científica y Tecnológica del CONACyT, Journal Citation Reports/Science Edition (con cálculo de factor de impacto), Latindex – Catálogo, RedALyC, SciELO Citation Index y Scopus.ducts Abstracts, Latindex y Seriunam.

Acta Botanica Mexicana, Núm. 119, abril 2017. Publicación trimestral editada por el Instituto de Ecología, A.C., a través del Centro Regional del Bajío. Editor responsable: Marie-Stéphanie Samain. Reservas de Derechos al Uso Exclusivo No. 04-2016-062312171000-203, ISSN 2448-7589, ambos otorgados por el Instituto Nacional del Derecho de Autor. Certificado de Licitud de título No. 13454, Certificado de Licitud de Contenido No. 11027, otorgados por la Comisión Calificadora de Publicaciones y Revistas Ilustradas de la Secretaría de Gobernación. Domicilio de la publicación: Ave. Lázaro Cárdenas 253, C.P. 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México. Tel. +52 (434) 3 42 26 98. abm.ojs.inecol.mx.



Contenido

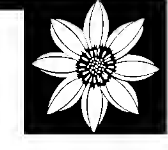
obituarios

artículos de investigación



OBITUARIOS

OBITUARIES





Hugh Hellmut Iltis

1925-2016



* Creditos de la imagen

J. Antonio Vázquez-García[1]

Aguerrido botánico, defensor de la naturaleza y pionero de la biofilia. Profesor Emérito de Botánica y Director Emérito del Herbario WIS en la Universidad de Wisconsin-Madison. Acreedor de numerosos reconocimientos y premios: Contribución Distinguida al Establecimiento de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán otorgada por el entonces Presidente de México Miguel De La Madrid Hurtado (1987); Galardón Ambiental Sol Feinstone otorgado por la Universidad del Estado de Nueva York-Syracuse (1990); Condecoración Nacional al Mérito en Conservación, por la Federación Nacional de Vida Silvestre (1992); Premio al Servicio de la Sociedad de Biología de la Conservación, la mayor en su tipo (1994); Galardón Asa Gray por la Sociedad Americana de Taxónomos de Plantas, máximo reconocimiento en el campo de la Taxonomía (1994); Medalla Luz María Villareal Puga de la Universidad de Guadalajara (1994); Premio al Mérito Botánico por la Sociedad Americana de Botánica (1996);

1 Universidad de Guadalajara, Instituto de Botánica, Departamento de Sistemática y Ecología Vegetal. jvazquez@cucba.udg.mx

DOI: http://dx.doi.org/10.21829/abm119.2017.XXXX
Citar como: Vázquez-García, J. A. 2017. Obituario Hugh Hellmut Iltis. Acta Botanica Mexicana 119: 7-13. DOI: http://dx.doi.org/10.21829/abm119.2017.XXXX

Doctorado Honoris causa otorgado por la Universidad de Guadalajara (2006). Además, se han dedicado en su honor 29 taxones, entre ellos un género y 25 especies de plantas de diversas familias. Próximamente (22 de abril de 2017) será instalado en el Salón de la Fama de Conservación en Wisconsin (2016-2017).

Hugh Iltis nació en Brno, Checoslovaquia el 7 de abril de 1925 y falleció a la edad de 91 años el 19 de diciembre de 2016 en Madison, Wisconsin, E.U.A. Fue precedido en la muerte por su padre Hugo, su madre Anni, su hermano Wilfred, su primera esposa, Grace Schaffel, y su tercera esposa, Sharyn Wisniewski. Sobreviven su segunda esposa, Carolyn Merchant y sus cuatro hijos, Frank y Michael de Madison, David de Salt Lake City, y John de Minneapolis.

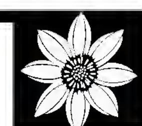
Su padre, Hugo Iltis, fue un botánico, genetista, naturalista y educador judío-alemán y biógrafo de Gregorio Mendel, el fundador de la genética. Además, por su activismo político dc izquierda, fuc blanco dc los nazis y con la ayuda de Albert Einstein, con quien mantenía correspondencia, la familia abandonó Brno trasladándose a los Estados Unidos de América en 1938 y estableciéndosc en Virginia. Cuenta su hijo Michael que Hugh compartió la amenaza nazi de su padre cuando su familia apenas logró escapar de Checoslovaquia tres semanas antes de la invasión nazi en 1939, ya que para llegar a la costa, con el fin de abordar un barco a Inglaterra, tuvo que tomar un tren de medianoche a través de Stuttgart, y que cuando la Gestapo (policía secreta oficial nazi) inspeccionaba el tren sacaron a 10 personas, mientras la madre de Hugh fingía ser la esposa de un diplomático francés y el joven Hugh fingía estar dormido. A los 14 años tenía su propia colección de especímenes de herbario (Fig. 1A), la cual tuvo que vender a la Universidad de Tennessee para ayudarse en sus estudios. Tras iniciar su licenciatura en la Universidad de Tennessee, Hugh H. Iltis ingresó al Ejército de los Estados Unidos durante la Segunda Guerra Mundial (Fig. 1B), pasando en Europa de 1944 a 1946 como médico, interrogador de oficiales alemanes capturados y más tarde como oficial de inteligencia, preparando documentos para los juicios de Núremberg.

Academia

Hugh aprendió botánica y genética de su padre y él mismo fue desarrollando un interés genuino por la taxonomía y la evolución. Obtuvo su licenciatura en la Universidad de Tennessee y bajo la asesoría de Aaron J. Sharp (gran amigo y coautor del mexicano-español Faustino Miranda) el joven Hugh desbordó su interés en biogeografía y en floras del Terciario de Norteamérica, así como en florística de Norteamérica. Además, los horribles relatos de Sharp sobre la explosión demográfica en México y la destrucción del bosque en México, le impresionaron fuertemente sobre las consecuencias ecológicas negativas del incremento peligroso de la población humana. Obtuvo su doctorado en la Universidad de Washington y el Jardín Botánico de San Luis, Missouri, estudiando con Edgar Anderson. Robert Woodson condujo a Hugh en el estudio de la familia Capparidaceae, mientras que en apoyo a Julian Steyermark, a cargo del proyecto Flora de Missouri, Hugh recolectó especímenes de los Ozarks y adquirió mayor conciencia sobre la importancia de la conservación. Además, siendo estudiante de posgrado viajó al trópico en Costa Rica, donde su apreciación por la naturaleza se convirtió en un gran reto para él de contribuir a conservarla.

Después de tres años de dar clases en la Universidad de Arkansas, Iltis fue profesor de botánica y director del Herbario WIS durante casi 40 años (1955 a 1993), en la Universidad de Wisconsin-Madison, UW-Madison (Fig. 1C). Enseñando sus cursos con entusiasmo y talento dramático, educó a los estudiantes sobre la importancia de integrar taxonomía, biogeografía, ecología, evolución y conservación. Gracias a su intenso activismo el herbario WIS logró alcanzar más de un millón de especímenes de plantas vasculares, incluyendo más de 15,000 especímenes de la Sierra de Manantlán, México, la mayoría identificados por especialistas.

Buscando impulsar la botánica en los trópicos, el vestíbulo de Birge Hall, del Departamento de Botánica de la UW-Madison, durante unos cuantos años fue ocupado (para consternación de algunos administradores) con libros y revistas científicas para donar, llenando en última instancia dos semirremolques con destino a la Univer-



A B C

D E F

Creditos de la imagen o pie de figura.

sidad de Guadalajara. En años posteriores, Hugh continuó coordinando donaciones de publicaciones científicas principalmente a las bibliotecas de UW-Madison.

Investigación botánica

Su investigación taxonómica se centró en la familia Capparidaceae y en el género *Zea* que incluye el maíz y los teocintles (Fig. 1D), trabajando principalmente en México y en el Neotrópico.

Origen y evolución del maíz;

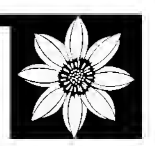
Uno de sus ex alumnos, John Doebley, sostiene que el Dr. Iltis ha sido uno de los principales contribuyentes al estudio de la evolución del maíz durante un cuarto de siglo. Su estudio sobre el origen del maíz, su co-descubrimiento con Rafael Guzmán (de la Universidad de Guadalajara) del teosinte diploide perenne y su teoría de transmutación sexual catastrófica tuvieron gran eco durante décadas. Se señalaron fallas y se propusieron nuevas consideraciones a las postulaciones teóricas de Paul Mangelsdorf y George Beadle. Las aportaciones del Dr. Iltis en este campo de la ciencia se reconocen en Maydica (1990, no. 35), revista internacional sobre investigación en maíz.

La Tercera Expedición de Teocintles (Dec. 1979 - Enero 1980):

Iltis dirigió numerosas expediciones a muchas partes del mundo para buscar nuevas especies de plantas, viajando en mulas o a caballo cuando era necesario (Fig. 1E). Hugh realizó numerosas exploraciones botánicas a la Sierra de Manantlán durante casi siete años en compañía de muchos botánicos de la Universidad de Guadalajara (Rafael Guzmán Mejía, Luz María Villarreal de Puga, Servando Carvajal, Antonio Vázquez, Eugenio Nieto, Francisco Santana, Enrique Jardel, Miguel Cházaro, Ramón Cuevas, Nora M. Núñez, Luis Guzmán y Manuel Rosales), así como con estudiantes y profesores de universidades estadounidenses (John Doebley, Michael Nee, Stephen Solheim, Robert R. Nault, Robert Kowal, Edwards Beals, Donald Waller, Paul Sorensen, Penny Matekeitas, Bruce Benz y Sharyn Wisniewsky). Sin embargo, fue la tercera expedición de teocintles a la Sierra de Manantlán la más extraordinaria y prolífica de todas, y una de las más comentadas por él en sus clases, la cual tuvo como objetivo localizar poblaciones adicionales del nuevo teocintle *Zea diploperennis* (ahora una especie internacionalmente conocida) y caracterizar los ecosistemas de montaña. Fue una de las experiencias botánicas más memorables, compartida entre 19 científicos, diez de ellos de la Universidad de Wisconsin-Madison y cinco de la Universidad de Guadalajara. Todos esperábamos el Año Nuevo y la Década Nueva acampando con una docena de carpas y al calor de una fogata en El Almeal ("Cloud Camp"), a 2000 m de altitud, con una maravillosa vista cercana de acantilados enormes y niebla. Todo el mundo estaba ansioso por ver la luz del día para iniciar un maravilloso viaje de observaciones y descubrimientos. El Dr. Iltis recogía todas las plantas de floración y fructificación que veía, incluso a altas horas de la noche. Anotó, con su marcador negro, sus números de recolecta en los periódicos, en las estacas y en las frutas secas. Cuando vio por primera vez las flores purpurinas de *Canavalia villosa*, recuerdo que dijo algo como esto: "¡Miren eso!, esas bellas flores colgantes ¿Se trata de una leguminosa?" El inolvidable viaje remató con el avistamiento de una gran población del recién descubierto teocintle, *Zea diploperennis,* en Las Joyas.

Iltis es autor de docenas de artículos científicos y capítulos de libros y escritos ambientales, coautor del Atlas de Wisconsin Prairie and Savanna Flora, co-escrito por Theodore Cochrane, coautor de la Flora de Manantlán, obra de colaboración internacional entre la Universidad de Guadalajara y la Universidad de Wisconsin-Madison. Es autor y/o coautor de más de doscientos taxones nuevos para la ciencia, incluyendo la familia Setchellanthaceae y nueve géneros.

El Dr. Iltis dirigió a 45 estudiantes de postgrado, entre ellos: Alvin Yoshinaga, Alwin Gentry (Bignoniaceae), Antonio Vázquez (Magnoliaceae), Bruce Hansen, Emmet Judziewicz (Poaceae), Don Ugent, F. Utech, George Schatz (Annonaceae), Gottlieb Noamesi, K. Roe, **Linda Leigh,** Luz María González Villarreal (Clethra-



ceae), Michael Nee (Solanaceae), Miguel Cházaro (Loranthaceae), Ron Liesner, Shoichi Kawano, Scott Mori (Lecythidaceae), Theodore Cochrane y William Alverson (Bombacaceae). Además de ser mentor moral de muchos otros: Rafael Guzmán (Conservación), Leticia Hernández (Conservación), Aarón Rodríguez (Solanaceae), Sarahi Contreras (Conservación), Oscar Cárdenas (Conservación) y Carlos Palomera (Conservación).

Conservación de la biodiversidad y recursos genéticos

Los esfuerzos de preservación de Hugh tuvieron éxito, en Wisconsin, Hawái y México. Iltis fue co-fundador en 1960 del Capítulo Wisconsin de la Conservación de la Naturaleza. En 1967 instigó la formulación de la Ley de Áreas Naturales de Hawái, promulgada en 1970.

Pionero de la Biofilia:

Desde 1964, Hugh afirmaba que las razones esenciales por las que debíamos preservar el mundo natural era por nuestra adaptación genética y por nuestra necesidad innata por la belleza natural y la diversidad biológica, tema reiterado en sus charlas y notas ambientales. En la portada de su ejemplar del libro de Biofilia, de autoría de Edward O. Wilson (padre de la sociobiología), figura la inscripción de Wilson: “A HHI, el pionero en el campo”. Además, el Dr. Iltis argumentaba que los biólogos sistemáticos y ambientales, por su grado de especialización, cargaban consigo la responsabilidad social de luchar por la preservación. En defensa de las flores, de las mariposas, de las ballenas, de las aves y de los niños, Iltis se promulgó reiterada y enérgicamente contra el consumo estrafalario de las posesiones materiales, la destrucción de la diversidad biológica y el aumento insostenible de la población humana.

Impacto en la Industria de Tomates:

De las 13 especies conocidas de tomates silvestres del mundo, Iltis descubrió dos de ellas. En su viaje a Perú en 1962-1963 con su estudiante doctoral Don Ugent y las esposas de ambos, con un apoyo de $21,000 dólares otorgado por la Fundación Nacional de la Ciencia, describieron *Lycopersicon chmielewskii* y *Lycopersicon parviflorum* cuando la primera demostró, 17 años más tarde, que vale millones de dólares al año para la industria de tomates, un rendimiento de más de diez mil veces la inversión en una investigación pequeña, valor que puede ser minimizado por el valor aún desconocido de los más de 8000 especímenes recolectados en ese viaje.

El Hallazgo Zea diploperennis (1979):

Su sensacional co-descubrimiento del teocintle perenne con Rafael Guzmán Mejía, de la Universidad de Guadalajara, como resultado de la tarjeta botánica anual de Año Nuevo, que Hugh envío a la profesora Luz María Villarreal de Puga en 1976 con una ilustración de un teosinte perdido, fue publicado en la revista Science (1979), lo cual acaparó los reflectores y la atención de diversas revistas científicas y periódicos, convirtiéndose ya en una Leyenda. Una nota de esta especie fue publicada en la portada del New York Times el lunes 5 de febrero de 1979 en un artículo de Walter Sullivan titulado “Esperanza de crear maíz perenne a partir de un nuevo descubrimiento botánico”. Iltis reconoció de inmediato el potencial económico de esta especie, siendo un diploide perenne relacionado al cultivo del maíz. Subsecuentemente, el Dr. Lowell “Skip” Nault demostró en su artículo publicado en la revista Desert Plants (1981) que *Zea diploperennis* es resistente a varias enfermedades virales del maíz.

Las Magnolias en peligro y el establecimiento de la Estación Científica Las Joyas, Jalisco (1985):

En 1984, durante una excursión con el botánico mexicano Rafael Guzmán, el Dr. Iltis notó que numerosos árboles viejos, incluyendo majestuosas magnolias de 30 m de altura estaban marcadas en su base (Fig. 1F) para ser derribadas. Una notificación oportuna de esta tala ilegal, primero a la Maestra Luz Ma. Villarreal de Puga y luego al Gobernador del Estado, impulsó la primera acción oficial de conservación por parte del Gobierno del Estado: la compra de un área forestal de 1245 ha, en Las Joyas, cerca de la cima de la Sierra de Manantlán, que poco después

condujo al establecimiento de La Estación Científica Las Joyas para proteger el teocintle *Zea diploperennis,* sus bosques de pino-encino y sus bosques nubosos (bosques mesófilos de montaña). Como parte de mi grado de Maestría en Botánica, varias nuevas especies de *Magnolia* fueron descritas para México y América Central (Brittonia, 1994), las poblaciones de magnolia de Las Joyas (Fig. 1F) fueron descritas como una nueva especie, *Magnolia iltisiana,* para honrar la invaluable trayectoria del Dr. Iltis en el conocimiento y la preservación de La Sierra de Manantlán.

La Flora de Manantlán y el decreto de establecimiento de una Reserva de la Biosfera (1987):

En un esfuerzo conjunto entre la Universidad de Guadalajara y la Universidad de Wisconsin-Madison, en el que participaron Hugh Iltis, Ted Cochrane, Ramón Cuevas y otros coautores, se creó un compromiso duradero (13 años) para producir un inventario anotado de la Flora de Manantlán (ahora con más de 3000 especies), en el occidente de México, una de las obras más autorizadas de este tipo, con la participación de más de 130 taxónomos de plantas de todo el mundo. Las versiones preliminares de este esfuerzo ayudaron a justificar la propuesta que condujo al establecimiento (en 1987) de ca. 140,000 hectáreas de la Sierra de Manantlán como Reserva de la Biosfera, dentro del Programa MAB-UNESCO, un área casi dos tercios del tamaño del parque nacional Great Smokey Mountains. Fue la primera vez que se fundó una reserva de biosfera internacional partiendo de proteger una especie rara y endémica, cuyo germoplasma posee la única fuente conocida de resistencia genética a diversos virus del maíz y a la enfermedad del óxido de maíz; por lo tanto, es potencialmente de enorme valor económico. El Inventario Florístico de la Sierra de Manantlán continuó como un proyecto inicial dentro del acuerdo de cooperación trinacional entre la Universidad de Guelph (Canadá), UW-Madison y U de G (México). También fue fundamental para el plan maestro de manejo de la Reserva de la Biosfera. Lejos de encontrar más poblaciones de teocintle en los primeros días, hubo recolectas prolíficas de plantas vasculares, algas, hongos, pteridofitas, musgos y aves. Así fue que Hugh Ilits inició el interés por conocer no solo las nuevas poblaciones de teocintles, sino toda la Flora de Manantlán, y fue el primero en señalar la necesidad de proteger todas esas cadenas montañosas de extraordinaria biodiversidad. El Dr. Iltis afirmaba con insistencia: "debes hacer todo lo posible por proteger estas maravillosas montañas".

Activismo Ambiental

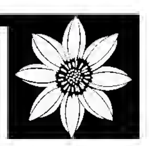
Su papel en todos los aspectos de su carrera fue animar a la gente, confrontar a la gente con la dura realidad de lo que debe hacerse para preservar la calidad del medio ambiente natural para la supervivencia humana y para el estudio científico.

Prohibición del DDT en Wisconsin:

En 1968 Hugh formó parte de un pequeño grupo que incluía a su colega Orie Loucks cuyo activismo llevó a la prohibición del DDT en Wisconsin, que a su vez condujo en última instancia a una prohibición nacional. Citando a Lorrie Otto en el periódico Capital Times Madison WI (14 de julio de 2007): "Triunfo altísimo: La prohibición del DDT trajo a las águilas y comenzó en Wisconsin", "el regreso del águila es algo que todos los estadounidenses deberían celebrar... " Entonces, no existían las normas de especies en peligro de extinción ni las leyes sobre aire limpio y agua limpia.

Control de la Natalidad:

Desde 1974 Hugh Iltis ya se manifestaba como un firme partidario de los derechos al aborto. Se documenta que en tiempos en que era ilegal en Wisconsin mostrar públicamente un anticonceptivo humano, Hugh desafiaba a la policía a arrestarlo, sosteniendo una percha en forma de espiral, decía: "esto es un DIU para una ballena" y que también solía mostrar un costal y decir sería un condón de mamut, mientras que una bolsa de pan francés puede ser un condón de elefante. Hugh relataba la historia de Mechai, quien casi por sí solo redujo la tasa de natalidad de Tailandia en más de cuatro veces al encontrar una línea en la escritura bu-



dista que decía: "Demasiadas bocas causan sufrimiento", y que pronto se alcanzó la cifra de 20,000 monjes y 200,000 educadores con este mensaje. En el México preponderantemente católico, Hugh hizo una monumental contribución a la conservación de la biodiversidad en el este, centro y oeste del país, a finales de los años '70 y principios de los '80. Hablaba sobre la urgente necesidad de preservar los ecosistemas en momentos en que ni siquiera los biólogos eran conscientes de la crisis de la biodiversidad que se avecinaba, y exhortaba a la audiencia a usar condones cuando la mayoría de la gente no tenía ni idea de la explosión demográfica en México y sus impactos potenciales. Durante su discurso haría una pausa y diría a la multitud: "Por favor, usen condones ¿Lo harán, verdad?".

El Dr. Iltis preparó cuidadosamente cada uno de sus discursos con el objetivo de transformar la sociedad para un mundo mejor en pro de los niños, las mariposas y las ballenas. Cada diapositiva fue sabiamente seleccionada para transmitir un mensaje científico, cultural o fuertemente emocional. Su gran sensibilidad, ingenio, sabiduría, experiencia, así como su gesticulación y potente voz (clara y firme) hicieron de él un extraordinario elocuente y persuasivo orador.

Hugh fue un pensador sobresaliente y un guerrero, que en el día a día declaraba la guerra a la "ilimitada ignorancia y estupidez humana", en favor del medio ambiente y del mundo natural. Quienes le conocimos de cerca aprendimos de él mucho más de lo que ahora podemos reconocer, y ahora esperamos que su visión y legado cultural continúe y se transmita a las generaciones presentes y futuras, así como su pasión por la naturaleza y las semblanzas de su admirable vida.



Francisco González Medrano

1939-2017



Francisco González Medrano (Fototeca del IB-UNAM)

Luis Hernández Sandoval[1]

Fue conocido de diversas formas, como el Maestro González Medrano, como Pancho González Medrano, Pancho Medrano o simplemente Pancho. En adelante me voy a referir a él sólo como El Maestro o el Maestro Medrano, pues así le decía cuando fui su alumno.

El Maestro nació en la Ciudad de México el 13 de enero de 1939 y estudió Biología en la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México de 1960 a 1966, titulándose con la tesis "La vegetación del noreste de Tamaulipas". Fueron épocas difíciles para él, pues para sostenerse tuvo literalmente que pelear profesionalmente para salir adelante, hasta que el Maestro Javier Valdés lo invitó a trabajar como técnico del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM.

A partir de ese momento, toda su vida académica la dedicó al conocimiento y estudio de la vegetación y la flora de México, principalmente de las zonas áridas y semiáridas. Quizá después de su tesis, el parteaguas que lo

1 Universidad Autónoma de Querétaro, Facultad de Ciencias Naturales, Biología. luishs@uaq.mx
DOI: http://dx.doi.org/10.21829/abm119.2017.XXXX
Citar como: Hernández Sandoval, L. 2017. Obituario Francisco González Medrano. Acta Botanica Mexicana 119: 15-20. DOI: http://dx.doi.org/10.21829/abm119.2017.XXXX

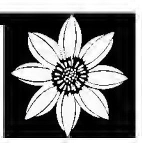
llevó a esto fue la invitación del Dr. Arturo Gómez Pompa a trabajar en un estudio, visionario para su época, sobre el impacto sobre los ecosistemas y la zona agrícola por la construcción de la presa Las Adjuntas (Vicente Guerrero) en Tamaulipas. Desafortunadamente, las propuestas del informe final en 1971, según el Dr. Gómez Pompa y el Maestro, nunca fueron tomadas en cuenta. Sin embargo, además de que obtuvieron una mención honorífica por este trabajo en un premio que organizaba el Banco Nacional de México, el trabajo fue la base para muchos otros estudios de impacto ambiental en México y, sobre todo, para esa relación del Maestro Medrano con la vegetación de las zonas áridas y semiáridas. Por su dedicación al estudio sobre estos ecosistemas, pudo publicar diversos artículos, capítulos de libros, libros y documentos en los que describió la vegetación, nuevas especies para la ciencia, dos géneros nuevos aún válidos, uno de Celastraceae (*Rzedowskia*) y otro de Lamiaceae (*Neoeplingia*), así como usos de plantas y estrategias de manejo y conservación. Su trabajo de 2003 sobre "Las Comunidades Vegetales de México" presenta una síntesis de todo lo que sabía de su experiencia en campo y de sus ca. 22,000 ejemplares colectados, en el que hace una propuesta integral con lo mejor de las diversas clasificaciones de tipos de vegetación del país.

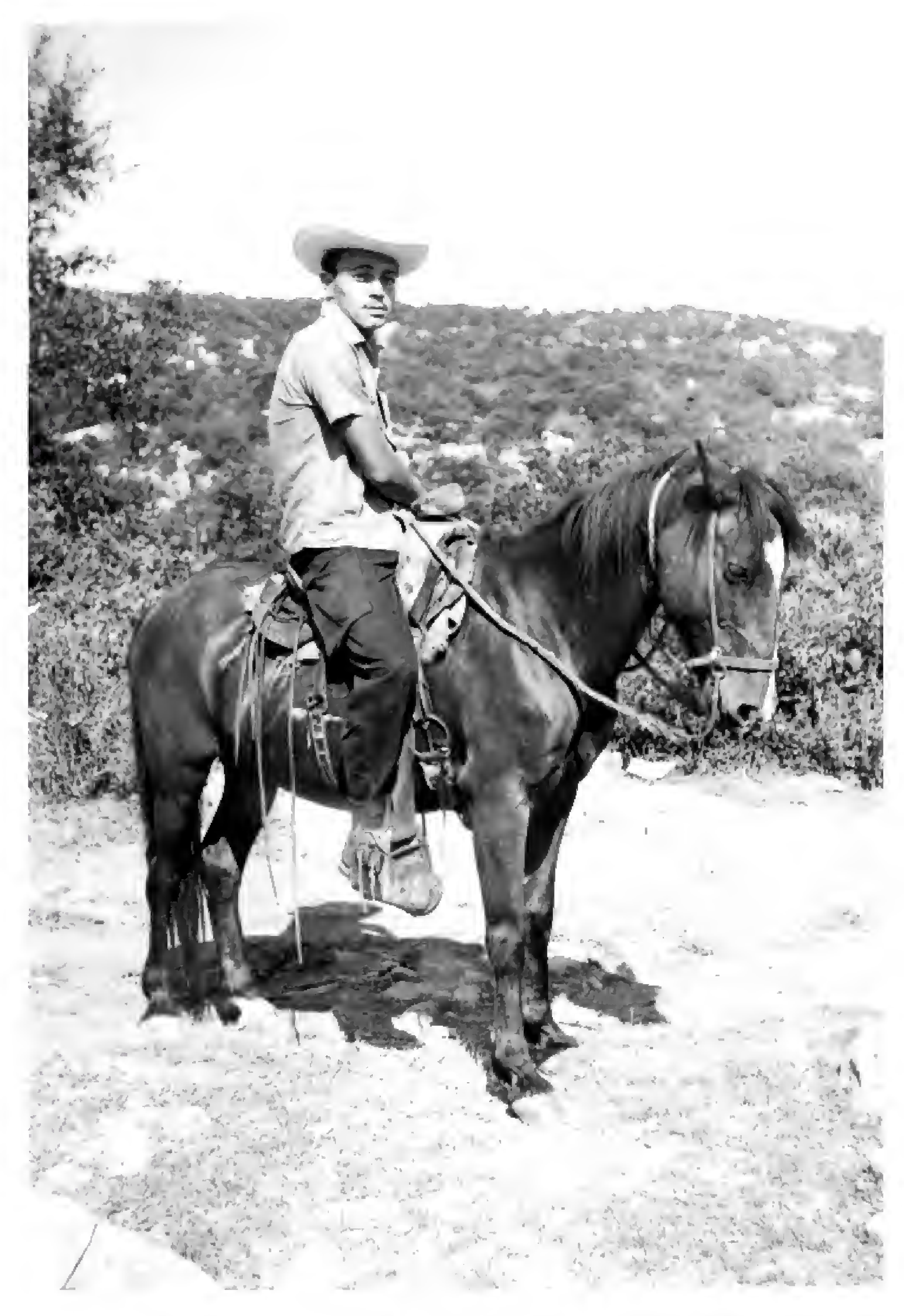
Debido a su amplia experiencia, le valió ser asesor de diferentes instituciones académicas y de gobierno en el país, tales como la Comisión Nacional para las Zonas Áridas (CONAZA), la Comisión Técnico Consultiva para los Coeficientes de Agostadero (COTECOCA), la Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología (SEDUE), el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), la Comisión Nacional para el Conocimiento, Uso y Manejo de la Biodiversidad (CONABIO), así como la Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP) y ahora Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). Igualmente, desarrolló otros estudios o colaboraciones relevantes financiados por estas instituciones, tales como proyectos en la cuenca del Río Cutzamala, el Inventario Nacional Forestal o propuestas de conservación de las Islas Marías y las Revillagigedo.

Fue miembro activo de la Sociedad Botánica de México y en el período 1978-1979 fungió como su presidente, época en la que se promovió el conocimiento de la flora y vegetación de México a través de salidas de campo, principalmente los fines de semana. Como reconocimientos, la Universidad Autónoma de Tamaulipas designó al Jardín Botánico de su Centro Universitario con su nombre y tanto la Universidad Autónoma de Sonora como el Instituto de Biología de la UNAM le otorgaron reconocimientos por su labor académica. Además, algunas especies botánicas llevan su nombre, como *Bursera medranoana* Rzedowski & Ortíz. En la publicación original (Rzedowski & Ortíz, 1988) se asienta que "el nombre de la especie se dedica como homenaje al M. en C. Francisco González Medrano, prestigiado botánico mexicano y activo promotor de los estudios de la flora y vegetación de las barrancas semiáridas del estado de Hidalgo. El maestro Medrano herborizó los primeros ejemplares de este taxón".

Sin embargo, el otro aspecto que hizo al Maestro Medrano un profesionista excepcional fue su capacidad de enseñanza y de formar botánicos y ecólogos.

Impartió cursos, seminarios y talleres a nivel licenciatura, posgrado o de divulgación en muchas instituciones, pero principalmente en la Universidad Nacional Autónoma de México, en la Universidad Autónoma Metropolitana unidades Iztapalapa y Xochimilco, en la Universidad Autónoma de Morelos y en la Universidad Autónoma de Tamaulipas. Además, ocupó diversas cátedras, como Profesor Titular por oposición en la Cátedra de Botánica IV en la Licenciatura y en la División de Estudios de Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, sobre Biología Ambiental (Ecosistemas Naturales y Restauración Ambiental), la Cátedra Divisional "Dr. Enrique Beltrán Castillo" en la División de Ciencias Biológicas y de la Salud en la UAM-Xochimilco y como Profesor Extraordinario en la Universidad Autónoma del Estado de Morelos. En todas estas instituciones dirigió más de 40 tesis, tres de premiadas y más de 40 Seminarios de Investigación en el Posgrado de la Facultad de Ciencias de la UNAM y en la Licenciatura en Biología en la UAM-Iztapalapa. Una larga lista de investigadores se formó con el Maestro, ya





Francisco González Medrano (Fototeca del IB-UNAM)

fuera como tesistas o aprendiendo de plantas en sus salidas de campo. Solo por citar a algunos: Fernando Chiang Cabrera, Clara Hilda Ramos Álvarez, Rodolfo Dirzo Mijares, Enrique Martínez y Ojeda, María Luisa Piñol Gómez, Gustavo Soria Rocha, Aurora Chimal Hernández, Alejandro Castellanos Villegas, Guadalupe Ramos Espinoza, Patricia Hiriart Valencia, Gilda Ortíz Calderón, Francisco Espinoza García, Patricia Dávila Aranda, José Luis Villaseñor Ríos, Víctor Jaramillo Luque, Rosalinda Medina Lemos, Esteban Martínez Salas, Alfonso Valiente Banuet, Mahinda Martínez y Díaz, Alejandro Casas Fernández, Juan Torres Guevara, Verónica Juárez Jaimes, José Antonio Reyes-Agüero, Arturo Mora Olivo y José Guadalupe Martínez Ávalos, entre muchos otros.

Con el Maestro aprendías a distinguir los tipos de vegetación de una forma fácil y rápida y además te enseñaba los nombres de las plantas de manera … digamos "*sui generis*". Tenías que olerlas, tocarlas, estrujarlas, descarapelar la corteza y en muchos casos probarlas. De las más interesantes y una que nunca olvidabas era la del experimento genético, en donde, según el Maestro era, "como cuando la gente puede enrollar la lengua y otros

no…” y nos daba a probar la planta en cuestión diciendo que algunos sentirían sabor amargo y otros no. Esta no era otra que *Castela* (*Castelaria*) *tortuosa* y obviamente todos sentíamos ese amargor terrible del “chaparro amargoso”, especie y nombre común que después de eso no olvidas jamás. Otra enseñanza inolvidable era cuando te mandaba a colectar ejemplares de *Cecropia obtusifolia* y ya que regresabas todo maltratado por las hormigas te decía “eso que lo picó se llama *Atta mexicana*”. Lo peor era si estabas en un chaparral y el Maestro encontraba “piñones del desierto…” pero esa historia ya la sabe todo el mundo.

Para nosotros, el Maestro se sabía todas las plantas del campo y recuerdo que una vez le pregunté que qué hacía si alguien le preguntaba alguna de la que no supiera su nombre… entonces me dijo, “esa la tira compañero y así como sin querer, la pisa y dice ¡ay! a ver si la vemos al rato y se va por otro lado para que no la vuelvan a encontrar”. Por supuesto que era broma, pues si no las sabía a la próxima nos decía “qué creen, ya supe que era y nos decía el nombre de la especie”. El caso es que además de aprender vegetación y flora de esa manera, te divertías a morir por su forma de enseñar, porque organizaba carreras a ver quién subía más rápido un cerro; porque en las noches hacíamos sesiones interminables de chistes al calor de una fogata y de un tequila; porque aprendías albures, como el género tipo de la familia Melastomataceae; a esquivar “mala mujer” (*Cnidoscolus multilobus*) o “huizaches” (*Acacia* spp.) cuando nos mandaba al techo de la camioneta para ver mejor el camino o si llevabas la ventana abierta y el brazo afuera, entonces desviaba la camioneta sobre ellas; aprendías a conocer México y miles caminos ¡los cuales recordaba todos!; a arreglar camionetas siempre en riesgo de que nos dejaran en la sierra. No podré olvidar la travesía de cruzar a caballo durante varios días parte de la Sierra Madre Oriental a través del Cañon del Chihue y del Río Guayalejo, desde San Antonio, Jaumave hasta Llera, Tamaulipas, colectando con el Maestro, con Ricardo Moldzaski y Manuel Yáñez muchísimos números de plantas. Y por supuesto, dormir en la camioneta en el día era peligroso, so pena de brincar hasta el techo con el grito de ¡coyoooote! (el cual puede haber surgido en cualquier momento debido a su inventiva, pero una vez me contó que su origen venía de que escuchó al Ing. Efraím Hernandez Xolocotzi, decir que “los estudiantes de las instituciones públicas podían aprender con muy poco dinero y sus maestros podían darles clases y tener un sueldo, gracias a los pocos mexicanos que pagan sus impuestos y a los pocos políticos que lo distribuyen bien, entonces todos teníamos que aprovechar el tiempo para aprender al máximo pues nos debíamos en gran parte a esas personas”). ¿Cómo no valorar todas estas enseñanzas?

Descanse en paz Maestro Francisco González Medrano, lo despedimos con un agradecimiento infinito, diciendo una de sus frases favoritas…

“así es esto de las zonas áridas”.

Agradecimientos

A Fernando Chiang por proveer información y a Mahinda Martínez por traer varios recuerdos del Maestro y por revisar el escrito.

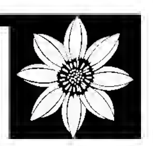
Literatura revisada

Butanda, A. y G. Calderón de Rzedowski. 2001. Los personajes y los hechos históricos en las contribuciones taxonómicas de Jerzy Rzedowski. En: Jerzy Rzedowski Rotter, Doctor Honoris Causa de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Instituto de Investigaciones Históricas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, México.

Gómez-Pompa, A. 2016. Mi vida en las selvas tropicales. Memorias de un botánico. http://www.reservaeleden.org/agp/pdf/AutobiografiaAGP.pdf (consultado enero 2017)

Herrera, T. y A. Butanda. 2009. La Botánica en México. EMC=COSMOS. Botánica. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. http://www.izt.uam.mx/cosmosecm/BOTANICA.html (consultado enero 2017).

Rzedowski, J. y E. Ortíz. 1988. Estudios quimiotaxonómicos de *Bursera* (Burseraceae). II. Una especie nueva de origen híbrido de la barranca de Tolantongo, estado de Hidalgo. Acta Botanica Mexicana 1: 11-19. DOI: http://dx.doi.org/10.21829/abm1.1988.559



Como anexo se presenta una serie de publicaciones y documentos relevantes del Maestro:

González M., F. 1971. Vegetación. En: A. Gómez-Pompa, Estudio Ecológico de la zona de Las Adjuntas, Tamaulipas. Informe Final. Responsable, Universidad Nacional Autónoma de México-Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México, D.F., México. Pp. 974.

González-Medrano, F. 1972. Una nueva Frankeniaceae del norte de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 32: sin pág.

González-Medrano, F. 1972. La vegetación del nordeste de Tamaulipas. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México Serie Botánica 43: 11-50.

Ramos, Clara, H. y **F. González Medrano**. 1972. La Vegetación de la zona árida veracruzana. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 43: 77-79.

González M., F. 1972. Excursión al centro y noreste. En: Guías botánicas de excursiones en México. Sociedad Botánica de México. México, D.F., México. pp. 225-228.

González M., F. y H. Sánchez Mejorada. 1972. Excursión a la Barranca de Meztitlán. En: Guías botánicas de excursiones en México. Sociedad Botánica de México. México, D.F., México. pp. 63-68.

González M., F. 1973. Estudio ecológico en la cuenca del Río Cutzamala, Estado de México, Guerrero y Michoacán. Informe Final. Universidad Nacional Autónoma de México-Secretaría de Recursos Hidráulicos.

Martínez y Ojeda E. y **F. González Medrano**. 1977. Vegetación del sudeste de Tamaulipas, México. Biótica 2(2): 1-45.

Chiang, F. y **F. González Medrano**. 1979. Flora y Vegetación del Valle de Tehuacán (proyecto). Tesistas: J. L. Villaseñor, P. Dávila y V. Jaramillo.

Chiang, F. y **F. González-Medrano**. 1981. Nueva especie de *Casimiroa* (Rutaceae) de la zona árida oaxaqueño-poblana. Boletín de la Sociedad Botánica de México 41: 23-26.

González Medrano, F. 1981. *Rzedowskia*, un nuevo género de Celastraceae de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 41: 41-45.

Medrano, F. G. 1982. *Mimosa martindelcampoi* Medrano (Leguminosae), una especie nueva del sudoeste de Tamaulipas, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 43: 39-42.

Ramamoorthy, T. P., P. Hiriart-Valencia y **F. González-Medrano.** 1982. *Neoeplingia* Ramamoorthy, Hiriart & Medrano (Labiatae) un nuevo género de Hidalgo, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 43: 61-66.

Hiriart, V. P. y. **F. González Medrano**. 1983. Vegetación y Fitogeografía de la barranca de Tolantongo, Hidalgo, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México Serie Botánica (N° Único): 29-96.

Jaramillo Luque, V. y **F. González Medrano**. 1983. Análisis de la vegetación arbórea en la Provincia Florística de Tehuacán-Cuicatlán. Boletín de la Sociedad Botánica de México 45: 49-64.

Medina-Lemos, R. y **F. González Medrano**. 1984. Una especie nueva de *Stegnosperma* (Phytolaccaceae) del suroeste de Puebla, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 46: 37-42.

Hernández, L. y **F. González Medrano**. 1984. La importancia de las plantas útiles en Tamaulipas. Tamaholipa 1(1): 29.

González-Medrano, F. y F. Chiang, 1988. Diversidad florística y fitogeográfica de las zonas áridas del centro y sur de México. Resumen de ponencias. Simposio sobre diversidad biológica de México. Oaxtepec, México. pp. 34-36.

Hernández, L., C. González y **F. González Medrano**. 1991. Plantas útiles de Tamaulipas, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 62(1): 1-38.

González-Medrano F. 1993. Obito. Howard Scott Gentry (1908-1993). Boletín de la Sociedad Botánica de México 53: 135-140.

Valiente Banuet, A., **F. González Medrano** y D. Piñero Dalmau. 1995. La vegetación selvática de la región de Gómez Farías, Tamaulipas, México. Acta Botanica Mexicana 33: 1-36. DOI: http://dx.doi.org/10.21829/abm33.1995.751

Reyes-Agüero, J. A., **González-Medrano F.** y J. D. García-Pérez. 1996. Flora vascular de la Sierra Monte Grande, municipio de Charcas, San Luis Potosí, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 58: 31-42.

González-Medrano F. 1996. Algunos aspectos de la evolución de la vegetación de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 58: 129-136.

González-Medrano, F. y G. Hernández Mejía. 1998. Las Dolinas de Tamaulipas. Ciencias 50: 56-58.

González-Medrano, F.1998. Lista florística preliminar de Tamaulipas. Informe final. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad-Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad Proyecto No. P092. México, D.F., México.

González-Medrano, F. 1999. Adaptación del Sistema Nacional de Clasificación de la Vegetación (NVCS; 1993) de EE.UU. usado en los "GAP Analysis". Para la clasificación de la vegetación de la faja fronteriza del Río Bravo en México. Inédito.

Palacio Prieto, J. L., G. Bocco, A. Velázquez, J. F. Mas, F. Takaki, A. Victoria, L. Luna Gonzáles, G. Gómez Rodríguez, J. López García, M. Palma, I. Trejo Vázquez, A. Peralta, J. Prado Molina, A. Rodríguez Aguilar, R. Mayorga Saucedo y **F. González Medrano**. 2000. La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000. Investigaciones Geográficas 43: 183-203.

Velázquez, A., J. F. Mas, R. Mayorga Saucedo, J. L. Palacio, G. Bocco, G. Gómez Rodríguez, L. Luna Gonzáles, I. Trejo, J. López García, M. Palma, A. Peralta, J. Prado Molina y **F. González Medrano**. 2001 El Inventario Forestal Nacional 2000. Ciencias 64: 13-19.

González Medrano, F. 2003. Las comunidades vegetales en México: propuesta para la unificación de la clasificación y nomenclatura de la vegetación de México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales: Instituto Nacional de Ecología. México, D.F., México. 81 pp.

González-Medrano, F., J. L. Villaseñor y R. Medina. 2004. A new species of *Gochnatia* (Asteraceae, Mutisieae) from the Desert scrubland of the State of Hidalgo, Mexico. Novon 14(4): 434-436.

Cram, S. I. Sommer, L. M. Morales, O. Oropeza, E. Carmona y **F. González-Medrano**. 2006. Suitability of the vegetation types in Mexico's Tamaulipas state for the siting of hazardous waste treatment plants. Journal of Environmental Management 80(1): 13-24.

González-Medrano, F. 2012. Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación. Instituto Nacional de Ecología, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F., México. 173 pp.

Stephen Douglas Koch Olt

1940-2017



M. González. En Pico de Orizaba, 2500 m s.n.m.

Maricela Gómez-Sánchez[1]

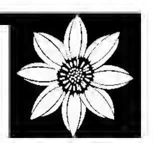
Stephen Douglas Koch Olt, de nacionalidad estadounidense, nació en la ciudad de Nueva York el 16 de diciembre de 1940 y falleció el 14 de enero de 2017 en Tepetlaoxtoc, Edo. de México. Sus estudios profesionales los desarrolló en Swarthmore College, Swarthmore, Pennsylvania, E.U.A. donde obtuvo un Bachillerato en Artes con altos honores en 1962. Sus estudios de posgrado los llevó a cabo en la Universidad de Michigan, Ann Arbor, Michigan, E.U.A. obteniendo el grado de Maestro en Ciencias (MC) en 1964 y un Doctorado en Botánica (Ph.D) en 1969. Su entusiasmo lo llevó a hacer una estancia, durante el verano de 1960, en Rocky Mountain Biological Laboratories, Crested Butte, Colorado, donde participó en un proyecto de investigación dirigido por el Dr. N. H. Russell. También, a través de la Organización para Estudios Tropicales, participó en Costa Rica en el curso *Agricultura Tropical* durante la primavera de 1969.

1 Universidad Autónoma de Querétaro, Facultad de Ciencias Naturales. gomezs@uaq.mx
DOI: http://dx.doi.org/10.21829/abm119.2017.XXXX
Citar como: Gómez-Sánchez, M. 2017. Obituario Stephen Douglas Koch Olt. Acta Botanica Mexicana 119: 21-24. DOI: http://dx.doi.org/10.21829/abm119.2017.XXXX

Durante su formación académica, su actitud entusiasta lo llevó a desempeñar distintos cargos y funciones. Así, trabajó como Técnico de Investigación Agrícola en el Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA) recolectando plantas en California, Oregon y Washington durante el verano de 1962. En la Universidad de Michigan se desempeñó como Ayudante Curatorial en el año escolar 1962-1963 y como Profesor Asistente en los períodos escolares 1965-1966 y 1966-1967. En la Universidad de Duke laboró como Instructor de 1967 a 1968 y como Profesor Asistente en la Universidad de Carolina del Norte de 1968 a 1973, estudiando las gramíneas con énfasis en los géneros *Festuca*, *Eragrostis* y *Trisetum*. Durante estos periodos realizó extensas expediciones a México donde desarrolló su gusto e interés por nuestro país.

Por invitación expresa del Dr. Josué Kohashi Shibata, en octubre de 1973, llegó a México para integrarse, como Profesor Investigador Titular, al naciente programa de Botánica en el Colegio de Posgraduados. Es aquí donde desarrolla su proyecto académico y con su dedicación lo hace también su proyecto de vida. Llega con quien fuera su esposa, Caroll Koch y procrean tres hijos, le sobreviven los dos menores quienes mantienen las dos nacionalidades. Tiempo después instala su residencia en Tepetlaoxtoc, Edo. de México. De su vida personal y familiar hablaba poco, siempre se manejó reservado y parco en su trato. Los compromisos sociales, siempre que podía, los evitaba. En raras ocasiones lograba entrar en confianza y en alguna de éstas mostró su preocupación por la familia, por la educación y la importancia de la alimentación en el desarrollo de la niñez. Esta actitud poco social contrastaba cuando se trataba de temas académicos. Durante el trabajo de campo o en las revisiones donde tenía que aportar su conocimiento y su experiencia era descriptivo, agudo en sus opiniones pero dispuesto a resolver cualquier duda, siempre con modestia a pesar de su trayectoria y prestigio como taxónomo.

A su llegada al Colegio de Posgraduados, en 1973, también fundó el Herbario-Hortorio CHAPA del cual siempre fungió como Curador. La colección la inició con unos cuantos ejemplares que más tarde incrementó con 500 especímenes que el Dr. Efraím Hernández Xolocotzi, quién también fuera profesor Investigador del Programa de Botánica del Colegio de Posgraduados, le donó de su colección de enseñanza. Como Profesor Investigador y Curador del Herbario desarrolló sus programas académicos definidos en su trayectoria y prestigio como Taxónomo especialista en Gramíneas. Para el desarrollo de este Herbario, Stephen D. Koch dedicó buena parte de su tiempo para el trabajo de campo y lo hizo siempre con entusiasmo, con esmero y con entrega total y absoluta, pues era una actividad que disfrutaba e hizo del herbario su proyecto de vida. Al término de sus viajes de recolecta siempre cuidaba los detalles y exigía que los especímenes estuvieran pulcramente montados y etiquetados después de una certera determinación. Aunque asumía que la colección era pública siempre fue cuidadoso y exigente con el trato hacia los especímenes. La sección de ejemplares tipo estaba disponible solamente salvo casos especiales y plenamente justificados, en ocasiones era necesaria su presencia para obtener su permiso, pues era muy arriesgado llegar a perder algún ejemplar porque con ello, decía, se perdería información valiosa para la Taxonomía y en general para la investigación. Con su cuidado y esmero, el Herbario-Hortorio con su acrónimo CHAPA integra, ahora, alrededor de 160,000 especímenes en condiciones de consulta. En esta colección las gramíneas mexicanas conforman una extensa sección, por lo que la consulta de este herbario es una referencia obligada para cualquier estudio en este grupo de plantas. El herbario también contempla diversas especies de plantas cultivadas, de ahí su nombre. Esta colección la enriqueció, además de su trabajo de recolecta y el de otros profesores y estudiantes asociados al herbario, con programas de intercambio y donación que mantuvo con numerosos herbarios nacionales y del extranjero. Siempre se esforzó por mantener vigente la comunicación con otros herbarios y cuidaba personalmente el material que se destinaba para tal fin. Pasado el tiempo redujo su trabajo de campo, se dedicó a la enseñanza y la mayor parte de su tiempo se la brindó al herbario. Al final del día, antes de retirarse a su casa, tenía por cos-



tumbre pasar al herbario para revisar algún ejemplar y aprovechaba para verificar que todo quedara en orden. En los últimos años mantuvo algunos proyectos a través de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) para digitalizar la colección.

Preocupado siempre por la formación de la principal herramienta de un herbario, una biblioteca especializada, estuvo suscrito a diversas asociaciones profesionales y revistas. En distintos periodos, mantuvo la suscripción a Acta Botanica Mexicana, Polibotánica, Brittonia, Lundellia, Journal of the Botanical Research Institute of Texas (Antes SIDA), Madroño, Rhodora, Bulletin of the Torrey Botanical Club, Annals of the Missouri Botanical Garden, Flora Neotropica, Flora Novo-Galiciana, Flora of North America, Intermountain Flora, Novon, Journal of American Botany, American Association for the Advancement of Science, American Society of Plant Taxonomists, Asociación Latinoamericana de Botánica, International Association for Plant Taxonomists, Sociedad Botánica de México, entre otras. Algunas horas de la tarde las ocupaba para revisar los catálogos de las publicaciones más recientes y, pacientemente, hacía el pedido de las obras que consideraba que era importante que estuvieran en la biblioteca. Cuando alguna de estas referencias bibliográficas llegaba a su oficina, lo primero que hacía era imprimir su nombre, Stephen D. Koch, en la parte superior derecha de la portada o en la siguiente hoja, siempre en forma manuscrita y en compañía de su fiel compañera, como él la llamaba, su pipa.

Como Taxónomo, S. D. Koch fue la abreviatura que eligió para indicar a Stephen D. Koch como autoridad en la descripción de especies. Describió 43 especies, principalmente de la familia Poaceae y otras de Malvaceae, Rubiaceae y Turneraceae. Además de sus múltiples viajes a campo siempre mantuvo colaboraciones con sus colegas, pero sobre todo sus grandes amigos, Roger McVaugh, Paul A. Fryxell y William R. Anderson. Esta amistad generó que Paul A. Fryxell nombrara a *Hibiscus kochii* en su honor. Estos viajes de recolecta los hacía a distintas regiones de nuestro país y siempre con un evidente entusiasmo y júbilo. Adicionalmente, produjo más de 40 artículos científicos publicados en distintas revistas nacionales e internacionales, cuatro libros, once capítulos en libros y fue acreedor de varios reconocimientos y distinciones. Desde 1984 fue reconocido como Investigador Nacional en el Sistema Nacional de Investigadores, en 1991 obtuvo la distinción anual por el desempeño académico en el Colegio de Posgraduados, en 1993 Ingresó a la Academia Mexicana de Ciencias como miembro regular y, el mismo año, obtuvo la distinción anual, con un segundo lugar, por la Labor Destacada en Enseñanza, Investigación y Servicio por el Colegio de Posgraduados. En 1999 se le registró como uno de los 2000 Científicos Destacados del Siglo XX por lo que su biografía integra el International Biographical Centre, Cambridge, Inglaterra y en el año 2000 el Colegio de Posgraduados le otorgó una distinción por ello. En 2002 ingresó a la Academia Nacional de Ciencias Agrícolas de México.

Su compromiso con la institución lo llevó a ocupar distintos cargos y responsabilidades. Además de ser el responsable del herbario-Hortorio CHAPA, Stephen D. Koch estuvo representando al Colegio de Posgraduados en Flora Mesoamericana de 1980-1984 y en el Consejo Nacional de la Flora de México, A. C. en 1981-1998; en este último fue Vocal del Consejo Directivo de 1981-1983. Participó como editor de tiempo parcial para el Centro Internacional para el Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMyT) en 1984-1986. En diferentes periodos se desempeñó como editor y revisor para distintas revistas nacionales e internacionales. Fungió como Vocal del Comité Académico del Centro de Botánica en 1976-1986, 1992-1998 y 2002-2004 y, en distintos periodos, coordinó los seminarios del Programa de Botánica.

En la docencia también tuvo una participación destacada. En la University of Michigan impartió el curso *Botany: an introduction* durante el periodo 1965-1967. En Duke University impartió los cursos *General Biology* y *Plant Identification* en 1967 y 1968. En North Carolina State University participó con los cursos *General Botany*, *Biology: an introduction* y *Systematic of Vascular Plant* de 1968 a 1973. Una vez incorporado al Colegio de Posgraduados impartió el curso *Botánica Sistemática Avan-*

zada, que, debido a su utilidad, fue una materia obligada para todo aquel estudiante que quisiera conocer la literatura, la terminología y la nomenclatura botánicas, indispensables para reconocer los distintos taxones y así desarrollar exitosamente cualquier estudio relacionado con la taxonomía y la florística. Asimismo, diseñó el curso *Botánica Aplicada* para tratar diversos temas prácticos en las principales familias de plantas. También participó como profesor de otros cursos y talleres como *El Herbario y la Taxonomía*, *Taxonomía de Gramíneas*, y *Manejo y Administración de Herbarios*, mismos que ofreció en otras instituciones y en ocasiones los impartió a través de las actividades itinerantes del entonces Consejo Nacional de Flora de México, A. C. Además de impartir cursos y asesorar múltiples tesis de posgrado, fungió como director de más de 30 tesis de Licenciatura, Maestría y Doctorado, algunas de ellas le llevaron a obtener algunos premios y distinciones por su calidad. Con estos estudios también tuvo una participación destacada en diversos congresos nacionales e internacionales. Recibió múltiples invitaciones y participó en el comité de tesis de estudiantes de otras instituciones, pues el Dr. Koch, como se le conocía, por su experiencia fue un referente importante para cualquier estudio florístico o taxonómico y más si se trataba de algún grupo de gramíneas.

Con su nacionalidad estadounidense, llegó a nuestro país joven y con entusiasmo suficiente para desarrollar su proyecto de vida y su proyecto académico. El segundo le llevó poco más de la mitad de su vida, suficiente para dejarnos numerosas y diversas publicaciones y uno de los principales herbarios de nuestro país con una extensa colección de gramíneas mexicanas. También fue un importante formador de recursos humanos, aquellos que tuvieron la oportunidad de pasar por el Colegio de Posgraduados y además estar cerca de él seguramente habrán observado que en su formación llevan detalles que reflejan evidentemente la convivencia académica con él, lo que les permitirá mantener su recuerdo. Así, la comunidad botánica mexicana ha perdido a un importante taxónomo, experto estudioso de las gramíneas; sin embargo, seguirá entre nosotros mediante su obra y su destacada aportación al conocimiento de la flora de México.

DESCANSE EN PAZ.



Mario Sousa Sánchez

1940-2017



Mario Sousa Sánchez (Foto de Carmen Loyola y Fototeca IB-UNAM)

Rosaura Grether González[1]

Mario Sousa Sánchez nació en la Ciudad de México, el 19 de febrero de 1940. Egresado de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, se integró a la Comisión de Dioscóreas del Instituto de Investigaciones Forestales y realizó su tesis sobre la vegetación secundaria en la región de Tuxtepec, Oaxaca, dirigida por el Dr. Faustino Miranda, obteniendo el título de Licenciado en Biología en 1963.

Tuvo la oportunidad de seguir colaborando con el Dr. Miranda al ser contratado como Técnico Académico del Jardín Botánico de la UNAM en 1964. A manera de vivencia, Mario Sousa nos relató, en el libro dedicado a Faustino Miranda en 2007, el momento en que, como joven biólogo, habló con su maestro sobre su deseo de hacer un posgrado en el extranjero, continuando con el estudio de la vegetación tropical, a lo que el Dr. Miranda le respondió: "¿para qué salir?", si él era quien mejor conocía el

1 Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Departamento de Biología, División de CBS. rogg@xanum.uam.mx
DOI: http://dx.doi.org/10.21829/abm119.2017.XXXX
Citar como: Grether González, R. 2017. Obituario Mario Sousa Sánchez. Acta Botanica Mexicana 119: 25-32. DOI: http://dx.doi.org/10.21829/abm119.2017.XXXX



Tuxtepec Oaxaca, 1961 (Fototeca IB-UNAM).

tema. Mario Sousa estuvo de acuerdo con esto y, después el maestro le preguntó "si no tenía impedimento en caminar grandes trechos" a lo que respondió que desde luego no. Entonces, le propuso que estudiara la región de Los Tuxtlas, Veracruz, pero desafortunadamente, el Dr. Miranda falleció poco tiempo después.

Laborando en el Jardín Botánico, se le asignó la tarea de consecución de los primeros lotes para la Estación de Biología de Los Tuxtlas, que fueron tramitados ante el Departamento Agrario y donados en 1966. Diez años después, fungiría como asesor de la primera Estación de Biología de la UNAM.

Durante una estancia en el Herbario de la Universidad de California, en Berkeley, conoció a la Dra. Velva E. Rudd, quien influyó en él para realizar sus estudios de posgrado; desde entonces, ya mostraba un claro interés por las leguminosas y decidió viajar con su familia para iniciar su investigación sobre el género *Lonchocarpus*, bajo la asesoría de la Dra. Bernice G. Schubert, en la Universidad de Harvard (1968-1972). Las doctoras Rudd y Schubert colaboraron durante muchos años con Mario Sousa y sus alumnos en la taxonomía de las leguminosas mexicanas.

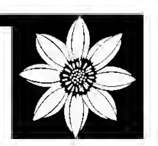
A su regreso de Harvard, ya como Investigador del Instituto de Biología de la UNAM, fue designado Jefe del Herbario Nacional (MEXU) en 1975, responsabilidad que asumió durante 10 años, con gran entusiasmo y dedicación, marcando un ritmo acelerado de crecimiento



Segundo Congreso Mexicano de Botánica, 1963 (Fototeca IB-UNAM).

de las colecciones, que alcanzaron un total de 450,000 ejemplares, triplicando la colección existente al inicio de su gestión. Mario Sousa tuvo la cualidad de saber coordinar muy bien el trabajo realizado por todo el personal del Herbario, acercándose personalmente a los responsables de cada etapa del procesamiento de los ejemplares y cuidando la calidad de todo lo que se intercalaba en la colección. Bajo su dirección, los programas de colecta, de intercambio, de préstamos y de especialistas visitantes hicieron del Herbario Nacional uno de los más activos de Latinoamérica.

Mario Sousa trabajaba en equipo y celebraba las metas alcanzadas en el incremento de la colección, haciendo un agradable convivio con todo el personal, cada vez que se incorporaban 100,000 ejemplares más. En un segundo período como Jefe del Herbario Nacional (1994-2003), alcanzó la meta de superar el millón de ejemplares de plantas vasculares en la colección y tuvo la gran alegría de diseñar, junto con los ingenieros, el nuevo edificio del Herbario Nacional, que abrió sus puertas en el año





Tercer Congreso Mexicano de Botánica, 1966 (Fototeca IB-UNAM).

1998, siendo una gran atracción para los participantes del Congreso Latinoamericano de Botánica, ya que albergaba esta enorme colección de plantas mexicanas, principalmente, y contaba con espacio para su crecimiento a futuro. En estas nuevas instalaciones, su lugar de trabajo favorito era la Sala de Tipos, donde se le encontraba diariamente revisando sus ejemplares, describiendo nuevas especies, en ocasiones concentrado y distante y en otras con una chispa de buen humor o bien, con una sonrisa amable, feliz de identificar cualquier leguminosa que le llevaran sus colegas, los alumnos y los visitantes de muy diversas instituciones.

El trabajo de campo también le gustaba mucho, planeaba cuidadosamente los itinerarios y el objetivo era lograr excelentes ejemplares botánicos, sin importar la dificultad para conseguirlos, ni la lluvia, ni la falta de la luz. En una ocasión nos llevó con lámpara en mano, al anochecer, hasta encontrar un bejuco de *Mimosa watsonii* en plena floración. Tampoco importaba la comida; si llevábamos víveres, él protestaba porque quitábamos espacio necesario para las plantas a prensar durante la jornada de campo. Junto con sus alumnos y colaboradores, colectó más de 13,800 números, principalmente de la familia de las leguminosas y sobretodo del sur y sureste de México, además de varios países centroamericanos. Si se consideran los duplicados de cada colecta, enviados en intercambio, suman alrededor de 55,000 ejemplares, en su mayoría de leguminosas de México y de otros países, lo que significa una importante contribución a la colección del Herbario Nacional.

El Maestro Sousa fue un notable impulsor de la exploración y la investigación botánica en México. Formó un grupo de jóvenes colectores, entrenados directamente en el campo, con todo el rigor para trabajar en los sitios más conservados, sin omitir algún elemento relevante de la flora, entre ellos están Esteban Martínez, José Carmen Soto, Arturo Solís y Alberto Reyes. Promovió la investigación botánica en muy diversas líneas, como la biología floral y la polinización, el desarrollo de plántulas, los estudios citogenéticos, la fitoquímica y el uso de las plantas medicinales, además de impulsar la formación de especialistas en grupos relevantes de plantas mexicanas y en estudios florísticos de áreas poco conocidas.

El gran interés de Mario Sousa por los trabajos florísticos lo llevó a publicar listados a nivel estatal o regional y a participar como contribuyente de las floras regionales en México, como la Flora Novo-Galiciana, la Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, la Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Publicó el tratamiento de diversos géneros de leguminosas en la Flora de Nicaragua y completó muchos otros para el volumen de leguminosas de la Flora Mesoamericana, que constituyó uno de sus principales proyectos.

Su dedicación al trabajo editorial lo caracterizaba. Fungió como Jefe del Comité Editorial del Boletín de la Sociedad Botánica de México (1973-1979) y como editor de la serie Botánica de los Anales del Instituto de Biología (1993-1994). Destaca su participación como organizador del proyecto y editor general de la Flora Mesoamericana desde 1980, junto con Gerrit Davidse del Jardín Botánico de Missouri, Arthur O. Chater y Sandra Knapp del Museo de Historia Natural de Londres, y con la colabora-

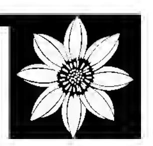


(Fototeca IB-UNAM)

ción constante de su estimado amigo, Fernando Chiang, también como editor. Con frecuencia, Mario Sousa se encontraba revisando los manuscritos de muy diversos contribuyentes, siempre con sumo cuidado y precisión, lo que se refleja en la calidad de esta obra, que representa la Flora en castellano de mayor cobertura geográfica. Hasta el 2016, se han publicado cinco volúmenes incluyendo el tratamiento de 8186 especies.

La producción científica del Maestro Sousa incluye obras como *Las colecciones botánicas de C.A. Purpus en México* (1969) y el *Itinerario botánico de G. Andrieux en México* (1979), en las que determinó cuidadosamente las coordenadas geográficas de cada localidad, en una época en que los sistemas de información geográfica eran inexistentes. En el 2007, participó con el capítulo de *Las colecciones botánicas de Faustino Miranda en el área mesoamericana de México*, en colaboración con Gloria Andrade y Esteban Martínez, como parte del libro dedicado a su maestro.

Su valiosa aportación al conocimiento botánico comprende ca. 150 publicaciones con más de 900 citas a las mismas. Entre sus trabajos más relevantes se encuentran: el *Estudio de la vegetación secundaria en la región de Tuxtepec, Oaxaca* (1964), un estudio pionero en la sinecología de regiones cálido-húmedas. La subtribu *Lonchocarpinae del Nuevo Mundo, en: Avances sobre Sistemática de Leguminosas* (1981), en colaboración con Magdalena Peña. *Leguminosae Mexicanas: Fitogeografía, endemismo y orígenes,* publicado en el libro de *Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución* (1993), en colaboración con Alfonso Delgado. También en 1993, publicó *El género Inga (Leguminosae: Mimosoideae) del Sur de México y Centroamérica, estudio previo para la Flora Mesoamericana*, que incluye 81 especies, siendo el más grande de las Mimosoideae en esa región. En colaboración con Matt Lavin publicó la *Sistemática filogenética y biogeografía de la Tribu Robinieae* en 1995. El capítulo de *Leguminosas*, en colaboración con Rosalinda Medina, Gloria Andrade y Lourdes Rico, fue publicado en el libro de *Biodiversidad de Oaxaca* en 2004. A lo largo de su trayectoria académica de 52 años, destaca la publicación de ca. 150 especies nuevas dentro de 29 géneros y de dos géneros nuevos para la ciencia (Apéndice 1). En forma adicional, hizo numerosos cambios nomenclaturales en alrededor de 20 géneros de leguminosas. La



relevancia de sus trabajos y su destacada trayectoria académica lo hicieron pertenecer al Sistema Nacional de Investigadores desde 1984.

Su labor en la formación de recursos humanos, dedicados principalmente a la Taxonomía y Sistemática, se refleja en la dirección de 23 tesis de licenciatura y de posgrado, ocho de ellas premiadas en el Certamen de Tesis de los Congresos Mexicanos de Botánica. Esto se vincula directamente con la formación de un grupo de trabajo, que inició desde finales de los años 70, en el que se integraron muchos de sus alumnos, especializados en Taxonomía y en la familia de las leguminosas, entre ellos se encuentran Alfonso Delgado, Héctor Hernández, Lourdes Rico, Arturo Solís, Sergio Zárate, Oscar Dorado, Oswaldo Téllez, José Carmen Soto, Alberto Reyes, Rafael Torres, Ana María Hanan, Ramiro Cruz, José Linares y Rosaura Grether.

De los premios y distinciones recibidos, apreciaba mucho el haber sido nombrado *Curador Honorífico* del Herbario del Jardín Botánico de Missouri, la *Medalla por su destacada labor en el desarrollo de la Botánica*, otorgada durante la celebración del Centenario del Herbario Nacional en noviembre de 1989, la *Placa en reconocimiento por su contribución al desarrollo de la Botánica en México y la incidencia de su investigación en la Península de Yucatán*, en ocasión del XII Congreso Mexicano de Botánica, celebrado en Mérida, en 1993, la *Medalla al Mérito Botánico*, otorgada por la Sociedad Botánica de México en el XVIII Congreso Mexicano de Botánica, celebrado en Guadalajara, en 2010, entre otros. Una especial distinción fue la publicación de más de 30 especies y un género nombrados en su honor (Apéndice 2).

Mario Sousa compartió su vida y su trabajo académico con Gloria Andrade, su esposa por más de 35 años, quien colaboró en muchos de sus proyectos y lo apoyó siempre. En el 2011, su familia, colegas y amigos acompañamos a Mario Sousa en la ceremonia donde recibió el *Doctorado Honoris Causa*, otorgado por la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, en reconocimiento a su destacada trayectoria profesional en el campo de la Botánica. Después de la emoción al recibir este merecido reconocimiento, él disfrutó mucho de una agradable cena compartiendo con todo el grupo de acompañantes en el centro de Morelia.

Otro momento de júbilo para el Dr. Sousa fue causado por el Homenaje a sus 50 años de Trayectoria Académica en el Instituto de Biología de la UNAM, celebrado en octubre de 2015. Cómo disfrutó de las conferencias, de las exposiciones y de la concurrencia de sus familiares y colegas botánicos, así como de la asistencia de muchos estudiantes de Biología.

En el XX Congreso Mexicano de Botánica, celebrado en la Ciudad de México, en septiembre de 2016, el Dr. Sousa nos habló de *El impacto de la Comisión para el estudio ecológico de las Dioscóreas sobre el conocimiento de las selvas altas perennifolias mexicanas*, recordando a su maestro Faustino Miranda y a sus compañeros, José Sarukhán, Miguel Angel Martínez Alfaro, Javier Chavelas, Alfredo Pérez Jiménez y Fernando Chiang, entre otros, de esa primera etapa de su trabajo botánico. Esta conferencia formó parte del Simposio “Episodios notables a través de los 75 años de la Sociedad Botánica de México”.

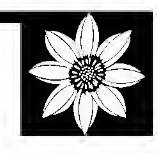
Mario Sousa, un investigador destacado, constante en su trabajo, siempre entusiasmado por las leguminosas mexicanas, con una trayectoria académica brillante, pero sobre todo un ser humano a veces amable, otras distante, y también con buen sentido del humor, con una vida plena. Falleció en la Ciudad de México, el 17 de enero de 2017.

Ahora lo vamos a extrañar, pero tenemos motivos para celebrar una vida, la valiosa vida de un ser humano que ha contribuido de manera muy importante al conocimiento botánico, de un maestro que ha dejado escuela en los alumnos formados para continuar con la generación de conocimiento de la rica flora mexicana. Será recordado por muchos años por sus hijos Mario, Raúl, Leonardo, Gloria y María Luisa, por su esposa Gloria y por su hermana Isabel, por sus colegas, sus alumnos y sus amigos.

Apéndice 1. Especies, subespecies, variedades, subgéneros, secciones y géneros de la familia Leguminosae descritos por Mario Sousa.

Especies

Adenopodia oaxacana M.Sousa
Calliandra erythrocephala H.M.Hern. & M.Sousa
Calliandra physocalyx H.M.Hern. & M.Sousa
Chamaecrista molinae G.Flores & M.Sousa
Coursetia apantensis M.Sousa
Coursetia chiapensis Lavin & M.Sousa
Coursetia elliptica M.Sousa & Rudd
Coursetia oaxacensis M.Sousa & Rudd
Coursetia paniculata M.Sousa & Lavin
Coursetia paucifoliolata M.Sousa
Coursetia robinioides M.Sousa & Lavin
Dalbergia agudeloi J.Linares & M.Sousa
Dalbergia longepedunculata J.Linares & M.Sousa
Dalbergia luteola J.Linares & M.Sousa
Dalbergia modesta J.Linares & M.Sousa
Dalbergia rhachiflexa J.Linares & M.Sousa
Dalbergia ruddae J.Linares & M.Sousa
Dalbergia salvanaturae J.Linares & M.Sousa
Dalea schiblii Medina & M.Sousa
Degnelia alata M.Sousa
Diphysa paucifoliolata R.Antonio & M.Sousa
Diphysa yucatanensis Hanan-Alipi & M.Sousa
Eriosema corymboides M.Sousa & Fortunato
Eriosema rugosum M.Sousa & O.Téllez
Eysenhardtia byei Cruz Durán & M.Sousa
Eysenhardtia officinalis Cruz Durán & M.Sousa
Galactia densiflora Germán & M.Sousa
Guinetia tehuantepecensis L.Rico & M.Sousa
Haematoxylum calakmulense Cruz Durán & M.Sousa
Heteroflorum sclerocarpum M.Sousa
Hybosema robustum M.Sousa & Lavin
Inga appendiculata M.Sousa
Inga bella M.Sousa
Inga cabrerae M.Sousa
Inga calcicola M.Sousa
Inga chiapensis Miranda ex M.Sousa
Inga cuspidata M.Sousa
Inga dasycarpa M.Sousa
Inga davidsei M.Sousa
Inga dwyeri M.Sousa
Inga huastecana M.Sousa
Inga ismaelis M.Sousa
Inga lactifera M.Sousa
Inga lacustris M.Sousa
Inga pseudoinvolucrata M.Sousa
Inga sinacae M.Sousa & Ibarra-Manr.
Inga tenella M.Sousa
Lonchocarpus adamsii M.Sousa
Lonchocarpus aequatorialis M.Sousa
Lonchocarpus alternifoliolatus M.Sousa
Lonchocarpus angusticarpus M.Sousa
Lonchocarpus antioquiensis M.Sousa
Lonchocarpus balsensis M.Sousa & J.C.Soto
Lonchocarpus barbatus M.Sousa, E.Martínez & Ramos
Lonchocarpus berriozabalensis Miranda ex M.Sousa
Lonchocarpus bicolor M.Sousa
Lonchocarpus brachyanthus M.Sousa
Lonchocarpus bracteolatus M.Sousa
Lonchocarpus branesii M.Sousa
Lonchocarpus canoensis M.Sousa
Lonchocarpus chavelasii M.Sousa
Lonchocarpus chiangii M.Sousa
Lonchocarpus congestiflorus M.Sousa & J.Linares
Lonchocarpus crassicalyx M.Sousa
Lonchocarpus cristatus M.Sousa
Lonchocarpus epigaeus M.Sousa
Lonchocarpus ferrugineus M.Sousa
Lonchocarpus foveolatus M.Sousa
Lonchocarpus grandifoliolatus M.Sousa
Lonchocarpus guianensis M.Sousa
Lonchocarpus gyroides M.Sousa & Cruz Durán
Lonchocarpus haberi M.Sousa
Lonchocarpus huetamoensis M.Sousa & J.C.Soto
Lonchocarpus hughesii M.Sousa
Lonchocarpus hydrophilus M.Sousa & J.Morales,
Lonchocarpus isthmensis M.Sousa
Lonchocarpus latimarginatus M.Sousa
Lonchocarpus latisiliquus M.Sousa
Lonchocarpus linaresii M.Sousa
Lonchocarpus lomentaceus M.Sousa
Lonchocarpus longipedunculatus M.Sousa & J.C.Soto
Lonchocarpus magallanesii M.Sousa
Lonchocarpus major M.Sousa
Lonchocarpus martinezii M.Sousa
Lonchocarpus megacarpus M.Sousa
Lonchocarpus michoacanicus M.Sousa
Lonchocarpus minor M.Sousa
Lonchocarpus monteviridis M.Sousa
Lonchocarpus monticolus M.Sousa
Lonchocarpus morenoi M.Sousa
Lonchocarpus multifoliolatus M.Sousa



Lonchocarpus mutans M.Sousa
Lonchocarpus nebularis M.Sousa
Lonchocarpus neei M.Sousa
Lonchocarpus paucinervius M.Sousa
Lonchocarpus pedunculatus M.Sousa
Lonchocarpus pilosus M.Sousa
Lonchocarpus pittieri M.Sousa
Lonchocarpus savannicola M.Sousa
Lonchocarpus schubertiae M.Sousa
Lonchocarpus semideserti M.Sousa
Lonchocarpus septentrionalis M.Sousa
Lonchocarpus sericocarpus M.Sousa
Lonchocarpus sericophyllus M.Sousa
Lonchocarpus stenophyllus M.Sousa
Lonchocarpus subsessilifolius M.Sousa
Lonchocarpus sumiderensis M.Sousa
Lonchocarpus sylvicola M.Sousa
Lonchocarpus tenorioi M.Sousa
Lonchocarpus trinitensis M.Sousa
Lonchocarpus tuxtepecensis M.Sousa
Lonchocarpus velizii M.Sousa
Lonchocarpus verrucosus M.Sousa
Lonchocarpus vittatus M.Sousa
Lonchocarpus wendtii M.Sousa
Mucuna chiapaneca M.Sousa & T.M.Moura
Muellera amazonica M.Sousa
Muellera burkartii M.Sousa
Muellera chocoensis M.Sousa
Nissolia ruddiae Cruz Durán & M.Sousa
Pithecellobium campylacanthus L.Rico & M.Sousa
Platymiscium calyptratum M.Sousa & Klitg.
Rhynchosia delicatula O.Téllez & M.Sousa
Styphnolobium burseroides M.Sousa, Rudd & Medrano
Styphnolobium caudatum M.Sousa & Rudd
Styphnolobium monteviridis M.Sousa & Rudd
Styphnolobium parviflorum M.Sousa & Rudd
Styphnolobium protantherum M.Sousa & Rudd
Styphnolobium sporadicum M.Sousa & Rudd
Swartzia mexicana M.Sousa & R.Grether

Subespecies y variedades

Coursetia polyphylla Brandegee var. *acutifolia* M.Sousa & Lavin
Coursetia polyphylla Brandegee var. *breviloba* M.Sousa & Lavin
Lennea brunnescens Standl. var. *novogalicensis* Lavin & M.Sousa
Lennea viridiflora Seem. var. *novogalicensis* Lavin & M.Sousa
Lonchocarpus branesii M.Sousa subsp. *vulcanicola* M.Sousa
Lonchocarpus huetamoensis M.Sousa & J.C.Soto subsp. *xochipalensis* M.Sousa & J.C.Soto
Lonchocarpus lanceolatus Benth. subsp. *calciphilus* M.Sousa
Lonchocarpus rugosus Benth. subsp. *stipulaceus* M.Sousa

Géneros

Guinetia L.Rico & M.Sousa
Heteroflorum M.Sousa

Subgéneros y secciones

Ateleia subgen. *Ruddia* J. Linares & M.Sousa
Lonchocarpus sect. *Standleyi* M.Sousa

Apéndice 2. Género, especies y subespecie de varias familias de plantas y de coleópteros, dedicados a Mario Sousa.

Género

Mariosousa Seigler & Ebinger

Especies

Acacia sousae L.Rico
Adenocalymma sousae A.H.Gentry
Aeschynomene sousae Rudd ex A.Delgado & Sotuyo
Ageratina sousae B.L.Turner
Arachnothryx sousae Borhidi
Astragalus mario-sousae A.E.Estrada, Villareal & Yen-Méndez
Ateleia sousae J.Linares
Begonia sousae Burt-Utley
Brongniartia sousae Dorado
Calathea sousandradeana H.Kenn. & Ganders
Croton sousae Mart.Gord. & Cruz Durán
Csapodya sousae Borhidi & Reyes-García
Dalea sousae Barneby
Deppea sousae Borhidi, Mart.Cord. & Cruz Durán
Erythrina sousae Krukoff & Barneby
Haematoxylum sousanum Cruz Durán & J.Jiménez Ram.
Harpalyce sousae Arroyo
Iresine sousae Zumaya, Borsch & Flores Olv.
Lepanthes sousae Salazar & Soto Arenas
Mimosa sousae R.Grether
Myrospermum sousanum A.Delgado & M.C.Johnst.
Philodendron sousae Croat
Psychotria sousae Lorence & Dwyer
Rhynchosia sousae Fortunato
Senna sousae Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz
Senna sousana H.S.Irwin & Barneby
Solanum sousae S.Knapp
Sophora sousae Magallón-Puebla & Cevallos-Ferriz
Symplocos sousae Almeda
Tephrosia sousae O.Téllez
Verbesina sousae J.J.Fay
Zapoteca sousae H.M.Hern. & A.Campos

Subespecie

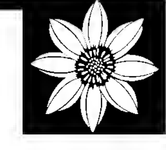
Leucaena lanceolata S.Watson subsp. *sousae* Zárate

Especies de Coleoptera, Bruchidae

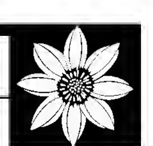
Acanthoscelides sousai Johnson
Ctenocolum martiale Kingsolver & Whitehead (hospederos: *Lonchocarpus cruentus* Lundell y *Lonchocarpus eriocarinalis* Micheli, colectados por M. Sousa)

ARTÍCULOS DE INVESTIGACIÓN

RESEARCH ARTICLES



Acta Botanica Mexicana 119: 35-49 Abril **2017**

Distribución espacial, estructura de tamaños y reproducción de *Astrophytum ornatum* (Cactaceae)

Spatial distribution, size structure and reproduction of *Astrophytum ornatum* (Cactaceae)

Verónica Zepeda[1], Jordan Golubov[2], María C. Mandujano[1,3],

1 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología, Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Laboratorio de Genética y Ecología, Apdo. postal 70-275, 04510 Cd. Mx., México.
2 Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco, Departamento El Hombre y su Ambiente, División de Ciencias biológicas y de la Salud, Calzada del Hueso 1100, Colonia Villa Quietud, Coyoacán 04960 Cd. Mex., México.
3 Autor para la correspondencia: mcmandu@ecologia.unam.mx

Citar como:
Zepeda, V., J. Golubov y M. C. Mandujano. 2017. Distribución espacial, estructura de tamaños y reproducción de *Astrophytum ornatum* (Cactaceae). Acta Botanica Mexicana 119: x-x. DOI:

Recibido: 14 de marzo de 2012.
Revisado: 20 de julio de 2012.
Aceptado: 28 de octubre de 2016.

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: La familia Cactaceae tiene el mayor número de especies listadas en riesgo de extinción, pero la información biológica y poblacional de estas especies, necesaria para determinar su riesgo poblacional y su estatus de conservación en las listas rojas, es escasa o insuficiente. El estatus de *Astrophytum ornatum* es vulnerable, pero su situación ecológica no ha sido evaluada, por lo que no se conoce exactamente cuál es su condición local y regional. El objetivo de este estudio fue estimar algunos de los factores que influyen en el mantenimiento de sus poblaciones y aportar información que permita establecer su estatus de conservación.

Métodos: En este trabajo se analizó la estructura poblacional, el patrón de distribución espacial y la reproducción de *A. ornatum* en una población remanente localizada en Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

Resultados clave: *Astrophytum ornatum* tiene un patrón de distribución espacial agregado, similar a otras especies que requieren nodrizas o grietas y rocas que les proporcionan sombra. La mayoría de sus individuos se concentran en las primeras categorías de tamaño, 34% son reproductivos, las plantas grandes presentan un mayor número de estructuras reproductivas (botones, flores, frutos) y un menor número promedio de semillas por fruto.

Conclusiones: La población estudiada presenta un potencial de crecimiento ya que su estructura poblacional tiene la forma típica de especies con reclutamiento frecuente. Dicha estructura poblacional, la alta densidad y la presencia de plantas pequeñas sugieren que la población está en buenas condiciones; sin embargo, no se observó reclutamiento de plántulas y hay una alta mortalidad en todas las clases de tamaño, además los riesgos para esta población son la cercanía a núcleos de población humana y a bancos de materiales. La evaluación global sugiere que se considera la especie como amenazada.

Palabras clave: Cacteae, distribución espacial, especie amenazada, Lista Roja, nodriza.

Abstract:

Background and Aims: The family Cactaceae possesses the largest number of species listed as endangered, but biological information as well as ecological studies are needed to assess the conservation status of cacti and apply guidelines to include or exclude species from red lists. *Astrophytum ornatum* has a status of vulnerable, but its ecological situation has not been evaluated, so its local and regional status is unknown. The aim of this study was to determine factors influencing the maintenance of their populations to provide information to establish their conservation status

Methods: We analyzed the population structure, spatial distribution pattern and reproduction of *A. ornatum* in one remnant population in Cadereyta de Montes, Querétaro, Mexico.

Key results: The species has an aggregated spatial distribution pattern, which suggests an interaction with nurse species or cracks and rocks that provide shade. Individuals are concentrated in the first size categories, 34% were reproductive, large plants have a greater number of reproductive structures but with less seeds per fruit in comparison to medium-sized plants.

Conclusions: The studied population has a potential to growth because its population structure displays the typical form of species with common recruitment. The remaining population of *A. ornatum* is in good condition; however, the risks posed to the locality are its proximity to human settlements and sand banks. Global assessment suggests that the *A. ornatum* should be considered a threatened species.

Key words: Cacteae, nurse plants, Red List, spatial distribution pattern, threatened species.

Introducción

Las cactáceas tienen características biológicas y ecológicas que las hacen vulnerables a diversos factores de perturbación natural y antropogénica, se presentan en áreas de distribución restringida, y están limitadas a ambientes muy específicos. La familia Cactaceae comprende aproximadamente 2000 especies, y en México se registran alrededor de 850 en 55 géneros (Rzedowski, 1978; Anderson, 2001; Guzmán et al., 2003), por lo que es considerado el centro más importante de diversificación de cactáceas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Hernández y Godínez (1994) calculan que el grado de endemismo de las especies es del orden de 78% y de género, de 73%. Los miembros de esta familia ocupan el primer lugar en la lista de la Convención sobre Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, 2011) y en la International Union for Conservation of Nature (IUCN, 2016). Aproximadamente 260 especies de cactáceas mexicanas están en la Lista Roja (Sánchez-Mejorada, 1987 a,b; Hunt, 1999; Martínez-Ávalos, 2007; IUCN, 2016), 44 de éstas (si bien en realidad son 40, ya que 4 son sinónimos) están en el Apéndice I y toda la familia está en el Apéndice II de CITES (Guzmán et al., 2003; Arias et al., 2005; CITES, 2011; 2016). En el listado de la Norma Oficial Mexicana se registran 260 taxa debido a que es una de las familias que más se detecta en el comercio nacional e internacional con origen silvestre (Glass, 1998; Arias et al., 2005; SEMARNAT, 2010).

Entre los factores reportados que hacen a las cactáceas vulnerables a diferentes tipos de perturbación humana destacan los siguientes:

(i) Tienen tasas anuales de crecimiento individual y poblacional muy lentas (Jordan y Nobel, 1982; Zavala-Hurtado y Díaz-Solís, 1995; Suzán et al., 1998; Mandujano et al., 2001; Jiménez-Sierra et al., 2007).

(ii) Presentan patrones de distribución agregados relacionados con la asociación de nodricismo con rocas y/o plantas que proveen condiciones microclimáticas adecuadas para el establecimiento y la supervivencia de las plántulas (Turner et al., 1969; Jordan y Nobel, 1982; McAuliffe, 1984; Nobel, 1989; Suzán et al., 1994; 1998; Mandujano et al., 1998; Leirana y Parra, 1999), por lo que sin la protección de una cubierta vegetal o de una roca adecuada no se observa reclutamiento.

(iii) El tamaño y la estructura de tallas de las poblaciones tienden a fluctuar marcadamente a través del tiempo y los juveniles son escasos (Martínez-Ávalos et al., 1993, Mandujano et al., 2001).

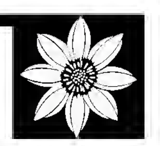
(iv) La fragmentación del hábitat dada por actividades agrícolas, desarrollos urbanos, pecuarios y turísticos (Martínez-Ávalos et al., 1993; 1994; Zavala-Hurtado y Díaz-Solís, 1995; Suzán, 1997; Brys et al., 2005).

(v) Marcada mortalidad de las plantas propiciada por el pastoreo por ganado caprino, vacuno y equino (Jordan y Nobel, 1982; Suzán, 1997; Huerta y Escobar, 1998; Jiménez-Sierra et al., 2007).

(vi) Sobrecolecta de ejemplares como recurso alimenticio para poblaciones humanas y por la colecta ilícita como plantas de ornato (Huerta y Escobar, 1998; Mandujano et al., 1998; Robbins 2003; Jiménez-Sierra et al., 2007; Martínez-Peralta y Mandujano, 2009). Por ejemplo, Robbins (2003) reporta que durante los últimos años se han colectado ilegalmente más de 60 especies de cactáceas mexicanas, principalmente especies de los géneros *Astrophytum* Lemaire, *Ariocarpus* Scheidweiler y *Turbinicarpus* (Backeb.) Buxb. & Backeb.

Los factores mencionados son presiones negativas para las especies de cactáceas que conllevan la reducción de las poblaciones. Se sabe que bajas densidades poblacionales pueden llevar al fracaso en la reproducción sexual en sus poblaciones (Schemske et al., 1994; Suzán et al., 1994; 1998; Leirana y Parra, 1999; Martínez-Peralta y Mandujano, 2011).

A pesar de que se han realizado esfuerzos para la protección de algunas especies de cactáceas, muchas de ellas continúan siendo altamente vulnerables debido a que los planes de conservación y manejo no cuentan



con información base sobre la biología de sus poblaciones y su viabilidad reproductiva (Esparza-Olguín et al., 2002; Mandujano et al., 2007). Debido a esta situación, es necesario obtener información sobre diversos aspectos ecológicos de las especies amenazadas a fin de contar con un panorama general de su estado actual de conservación (Palmer, 1987; Schemske et al., 1994). Algunos de estos aspectos ecológicos incluyen el patrón de distribución espacial, la estructura de tamaños de la población y la reproducción de los individuos. Por un lado, el patrón de distribución espacial refiere la relación que existe entre la especie y su ambiente (Krebs, 1985). La estructura de tamaños dentro de las poblaciones proporciona información sobre su composición en términos del sexo, la edad o tamaño y la reproducción de los individuos. Además, permite inferir si el reclutamiento en condiciones naturales ha ocurrido recientemente y sobre atributos de su historia de vida (Stearns, 1992; Caswell, 2001; Mandujano et al., 2001; 2007).

Los atributos de historias de vida son los caracteres relacionados con el crecimiento, la supervivencia y la reproducción, entre los que se encuentran las tasas de crecimiento corporal, el tamaño o la edad en el que se alcanza la madurez sexual y el número y tamaño de los vástagos producidos. El principio de asignación de los recursos sustenta que los organismos disponen de una cantidad finita de recursos que deben asignar entre los procesos fundamentales de crecer, sobrevivir y reproducirse (esfuerzo reproductivo), de tal manera que el número de descendencia viable que puedan aportar a las siguientes generaciones sea el mayor posible (Cody, 1966; Stearns, 1992). Por ello, el análisis de la reproducción contribuye a conocer los factores que podrían afectar el reclutamiento de los individuos (Álvarez et al., 2004). Godínez-Álvarez et al. (2003) reportan que existe información ecológica para menos de 30 especies de cactáceas, lo cual contrasta con las aproximadamente 2000 especies descritas en la familia. En este sentido, dada la carencia de estudios sobre ecología de poblaciones de este grupo, el presente trabajo pretende contribuir al conocimiento de las especies del género *Astrophytum*. El objetivo es evaluar la estructura poblacional, el patrón de distribución espacial y la reproducción de *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose en una localidad en Cadereyta, Querétaro, México, como una medida del estado de conservación de la especie. Esta población es considerada como la más abundante en las pocas localidades que aún se conservan de la especie (Sánchez, 2006; Sánchez-Martínez et al., 2006).

Materiales y métodos

Área de estudio

La investigación se llevó a cabo en la localidad de Agua Salada en el municipio de Cadereyta de Montes (20.691°N, 99.819°W), ubicado en la parte central del estado de Querétaro, México. Presenta una vegetación de tipo matorral xerófilo, clasificado como matorral submontano (SPP, 1986; Zamudio et al., 1992), donde las especies identificadas más conspicuas fueron *Agave difformis* A. Berger, *Bursera schlechtendalii* Engl., *Cylindropuntia imbricata* (Haw.) DC., *Ephedra compacta* Rose, *Jatropha dioica* Sessé ex Cerv., *Karwinskia mollis* Schlecht., *Mimosa aculeaticarpa* Ortega, *Mimosa depauperata* Benth. y *Prosopis laevigata* (H. B. ex Willd.) Johnst. En esta zona predomina el clima de tipo semiseco templado con lluvias en verano (BS_1kw) de la clasificación de Köppen modificada por García (1988), con temperatura mínima promedio de 12 ºC y una máxima promedio de 19.4 ºC, la temperatura media anual es de 16 ºC. La precipitación mínima promedio es de 309.3 mm y la máxima de 789.5 mm, la media anual es de 480 mm (SPP, 1986).

Especie estudiada

Astrophytum ornatum es una cactácea endémica de México, comúnmente conocida con los nombres de piojosa, biznaga algodoncillo o liendrilla. Desde el punto de vista de su comercialización es importante, principalmente por su atractivo ornamental, basado en las variaciones de los tricomas del tallo, la forma espiralada o recta de éste y su flor grande de color amarillo que aparece con precocidad (i.e., la reproducción sexual se inicia en plantas pequeñas (Arias, 1989)). El tallo es al principio esférico y después

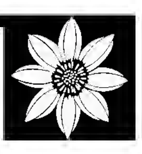
columnar. La epidermis es de color verde claro, oscuro o grisáceo con estigmas más o menos abundantes. Presenta 8 costillas rectas o espiraladas (Gómez-Sánchez, 2001). La flor es diurna, solitaria y nace en la zona apical de la planta. El fruto es globoso, semiseco, con dehiscencia apical. La semilla es navicular, de 2.5 a 3.1 mm de largo y de 1.5 a 1.7 mm de espesor (Arias, 1989). Presenta dos periodos de floración, de marzo a junio (primavera) y de agosto a septiembre (verano), y dos periodos de fructificación, de julio a septiembre y de enero a febrero. Es una especie con síndrome de polinización entomófila con vectores comúnmente del orden Hymenoptera (Arias, 1989; Zamudio et al., 1992). Se desarrolla en los matorrales desértico micrófilo y rosetófilo, presentándose también en el matorral submontano, crasicaule y en ciertas formaciones del tipo del bosque tropical caducifolio o matorral espinoso. Presenta afinidad por los lugares con humedad dentro de los cañones fluviales. Es una especie calcícola con apego por las calizas y lutitas de edades geológicas cretácicas. Se concentra en laderas de pendientes medias a pronunciadas, con mayor abundancia en la parte inferior; los suelos son someros (10 a 70 cm de profundidad) y pedregosos, de tipo Regosol calcárico, Litosol y Feozem (Arias, 1989; Ortega, 2004).

Respecto a la distribución geográfica de *Astrophytum*, se considera como un género endémico de México (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Anderson, 2001). Anderson (2001) reconoce conservadoramente cuatro especies, *Astrophytum asterias* (Zucc.) Lem., *A. capricorne* (A. Dietr.) Britton & Rose, *A. myriostigma* Lem. y *A. ornatum*. *Digitostigma caput-medusae* Velazco-Macias & Nevaréz ha sido incluida dentro del género. Todas las especies de *Astrophytum* tienen actualmente el estatus de amenazadas, y *A. asterias* en peligro (SEMARNAT, 2010). En particular, *Astrophytum ornatum* ha sido considerada históricamente como una especie queretano-hidalguense (Sánchez, 2006). Arias (1989) reconoce a *A. ornatum* como una especie endémica de México, cuya distribución se extiende en dirección Sureste-Noroeste, casi paralela a la Sierra Madre Oriental, ocupando los valles y barrancas de Hidalgo, Querétaro y Guanajuato (20°30'10" y 21°18'40"N y entre 98°21'10" y 100°30'10"W). En los últimos 10 años se ha reportado la presencia de *A. ornatum* más hacia el Norte, en las cuencas del río Santa María, abarcando las porciones más septentrionales de Guanajuato y los territorios inmediatos de la parte media-sur del estado de San Luis Potosí (Bárcenas, 1999). Biogeográficamente es importante por ser la especie de distribución más meridional del género *Astrophytum* (Arias, 1989; Vázquez Lobo et al., 2015; Carrillo-Angeles, et al., 2016).

Censo y mapeo de los individuos

En el sitio de estudio se establecieron dos parcelas permanentes para muestrear a la población; la primera con una dimensión de 16 × 30 m ubicada a los 20°53'7.6"N y 99°41'29.7"W, la cual presentaba 20° de inclinación; la segunda de 30 × 40 m ubicada a los 20°52'50.6"N y 99°41'29.7"W con 10° de inclinación; ambas a 1856 m s.n.m. La elección de las parcelas se hizo después de recorridos intensivos en la localidad donde se reporta la ubicación de la población de *A. ornatum,* y a la accesibilidad al sitio; ya que la pendiente y el sustrato de roca suelta impiden el acceso a algunos de ellos. Además, en las zonas planas solamente quedan cultivos o matorrales dominados por *Mimosa aculeaticarpa* (uña de gato) y no se observó a ningún individuo de *A. ornatum.* La población de *A. ornatum* se considera remanente, debido a que la distribución de la especie ha quedado relegada a zonas inaccesibles, que no pueden transformarse para aprovechamientos agrícolas y cuya pendiente dificulta el paso del ganado caprino (Sánchez, 2006; Sánchez-Martínez et al., 2006).

En cada parcela se realizó el censo de los individuos por dos años consecutivos (2008 y 2009). Cada individuo fue etiquetado con alambre y chaquiras de vidrio para indicar una serie numérica y a cada uno de éstos se le midió, con ayuda de vernier y flexómetro, el diámetro en la parte más ancha de la planta y la altura en centímetros. Con estos datos se estimó el tamaño medido como el volumen del cactus utilizando la fórmula:



$$V=(\pi \times r^2)\ h$$

donde V es el volumen (cm^3), r es el radio (diámetro/2 (cm)) y h la altura (cm). Posteriormente, la población se dividió en una categoría de semillas y 7 categorías de volumen para determinar la estructura de tamaños de la población (Caswell, 2001; Zepeda et al., 2013), y se compararon mediante una prueba de chi-cuadrada para evaluar si había diferencias en el número de individuos por categoría en los años de estudio. Las semillas de más de un año de edad tienen la capacidad de germinar hasta en 70%, por lo que se considera que tienen el potencial de formar un banco de semillas (Zepeda et al., 2013).

Patrón de distribución espacial

Con el fin de determinar qué patrón de distribución presenta *A. ornatum*, los individuos que se encontraban en las parcelas de estudio se localizaron en un mapa, usando un sistema de coordenadas polares. Para ello, en ambas parcelas se tomó un punto de referencia y se midió el ángulo y la distancia, por medio de una brújula y cinta métrica, hacia el individuo más cercano y después de ese individuo al siguiente y así sucesivamente para posteriormente transformar esos datos en coordenadas x, y (Cuadro 1).

La prueba de Hopkins se usó para analizar el patrón de distribución espacial de los individuos de la población muestreada (Krebs, 1985). Este análisis trabaja con el estadístico h, que se calcula como:

$$h=\Sigma\ (X_i^2)/\ \Sigma\ (r_i^2)$$

donde X_i es la distancia de un punto aleatorio i al individuo más cercano y r_i es la distancia de un organismo aleatorio i al vecino más cercano. El estadístico h se distribuye como una F con $2n$ grados de libertad en el numerador y lo mismo en el denominador, donde n para los grados de libertad es el número de puntos muestreados al azar. Si los organismos se encuentran agregados, la distancia de un punto al azar al organismo más cercano será mayor que la distancia entre individuos cercanos. Lo contrario ocurre si el patrón espacial es uniforme. Así, la prueba de F de dos colas, en la cual cuando h es muy pequeña, indica con certeza estadística que el patrón espacial es uniforme. El índice del patrón de distribución (I_H) con un intervalo de variación de 0 a 1 puede ser estimado por:

$$I_H= h/1+h= \Sigma\ (X_i^2)\ /\ \Sigma(X_i^2) + \Sigma\ (r_i^2)$$

Este índice se aproxima a la unidad conforme se incrementa la agregación y a cero cuando la uniformidad es máxima. Bajo la hipótesis nula de aleatoriedad, el índice del patrón de distribución es de 0.5 (Krebs, 1985).

Fecundidad

La fecundidad de los individuos agrupados en cada categoría de tamaño se calculó a partir de una colecta de un total de 55 frutos de plantas diferentes. Se obtuvieron de 6 a 9 frutos completos para estimar el número de semillas en cada una de las diferentes categorías de tamaño. Colectamos un fruto por individuo en 29 plantas (36 frutos dentro de las parcelas). Para aumentar la muestra se colectaron 19 frutos completos, en 15 plantas localizadas fuera de las parcelas de estudio. A las plantas fuera de las

Cuadro 1: Fórmulas usadas para transformar sistema de coordenadas polares (ángulos y distancias entre individuos) en coordenadas *x, y*.

Coordenadas	*X*	*y*
Planta 1 (valores arbitrarios para partir de este punto)	$x_1=0$	$y_1=0$
Planta 2	$x_2=x_1+Sen(ángulo \times distancia)$	$y_2=y_1+Cos(ángulo \times distancia)$
Planta *n*	$x_{n+1}=x_n+Sen(ángulo \times distancia)$	$y_{n+1}=y_n+Cos(ángulo \times distancia)$

parcelas se les midió el tamaño para asignar la producción de semillas al tamaño correspondiente. La muestra de frutos se colectó en julio de 2008 y los censos del número de estructuras reproductivas (botones, flores, frutos) por planta reproductiva se hicieron durante las temporadas reproductivas (28 de febrero y 16 de julio de 2008). En cada planta dentro de las parcelas se contabilizó el número de frutos totales; el número de frutos por planta reproductiva fue multiplicado por el número promedio de semillas que contenían. El total de semillas por planta de cada clase de tamaño fue sumado para todas las plantas y dividido entre el número de plantas analizadas para la clase de tamaño. En esta forma, la medida de esfuerzo reproductivo incluye la producción de las estructuras reproductivas y el número de semillas promedio por individuo, que pertenece a cada clase de tamaño. La cantidad de frutos y semillas que produjeron los individuos reproductivos fue comparada mediante análisis lineales generalizados (GLIM) del tipo Poisson, con ajuste de sobredispersión, con el programa JMP versión 10 (SAS Institute, 2007).

Mortalidad

La probabilidad de muerte se estimó a partir de los censos poblacionales realizados en 2008 y 2009. La probabilidad de mortalidad en cada categoría de tamaño del ciclo de vida se calculó de la siguiente manera: $m_i = 1\text{-}p_x$, donde m_i es la probabilidad de mortalidad en la clase i y p_x es la suma de probabilidades de permanencia, retrogresión y crecimiento en cada categoría (Caswell, 2001). En el caso de las semillas, la probabilidad de mortalidad de las mismas se consideró el promedio de la proporción de semillas que en diversos ensayos de germinación germinan y el reclutamiento observado en campo (Zepeda et al., 2013).

Resultados

Patrón de distribución espacial

La densidad poblacional promedio de *A. ornatum* en la población estudiada fue de 0.22 ind/m^2, es decir de un individuo por cada 4.5 m^2 (Cuadro 2), con un total de 373

Cuadro 2: Densidad poblacional de *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose en las dos parcelas de estudio localizadas en Cadereyta, Querétaro, México.

	Área m^2	No. de individuos	Densidad ind/m^2
Parcela 1	480	240	0.5
Parcela 2	1200	133	0.11
Total	1680	373	0.22

individuos. El índice de agregación obtenido para toda la población a partir de la prueba de Hopkins fue I_H=0.88 (n=40, h=7.46, $F_{0.01}$=0.588 y $F_{0.975}$=1.7 con 60 grados de libertad (*g.l.*) en el numerador y 120 *g.l.* en el denominador), por lo que se rechaza la hipótesis nula de aleatoriedad, determinando que *A. ornatum* presenta un patrón de distribución de tipo agregado (Fig. 1a y b).

Estructura poblacional y reproducción

El ciclo de vida comprende una categoría del estado de semillas y siete categorías de tamaño (volumen en cm^3, Fig. 2). El análisis de la distribución de frecuencias, sin considerar a las semillas, muestra que las categorías uno, tres y cuatro presentan un mayor porcentaje de individuos con respecto al resto. En el año 2008, 27.69% de los individuos se encontraba en la categoría tres (30.001-600 cm^3), 19.62% en la categoría cuatro (600.001-2500 cm^3) y 12.37% en la uno (no reproductivos, de 0.006-7cm^3). Esta estructura no difirió significativamente en el año 2009 (χ^2=12.36, *g.l.*=6, *P*=0.0542; Fig. 2).

Solamente 34% del total de individuos son reproductivos. El promedio de flores por planta en la población (N=328 individuos en etapas reproductivas) es bajo (0.82 ± 1.6, desviación estándar (d.e.) flores/ind) con un rango amplio a nivel individual de 0 hasta 11 flores/ind. El número de frutos que en promedio produce un individuo reproductivo también es reducido (0.25 ± 1.02 d.e.) con un rango amplio de 0 a 10 frutos/ind. De acuerdo con el número de flores y frutos observados, el asentamiento de frutos (proporción de flores que forman frutos) fue de 31% en 2008 y de 2.5% en la temporada

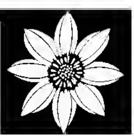


Figura 1: Distribución de individuos de *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose en Cadereyta, Querétaro, México. Panel superior muestra la Parcela 1; Panel inferior muestra la Parcela 2. Cada punto representa un individuo de la especie, localizados en el sitio de estudio en 2008.

reproductiva de 2009. El número de semillas por fruto es de 120 ± 49 d.e. y hay una amplia variación en el número de semillas que producen las plantas en las diferentes categorías de tamaño (Fig. 3, Cuadro 3). El esfuerzo reproductivo es mayor en cuanto al número de estructuras reproductivas (botones, flores y frutos) en las últimas tres categorías del ciclo de vida (Fig. 3). La producción de frutos difiere entre las categorías de tamaño (Cuadro 3, χ^2=12.85, *g.l.*=5, *P*=0.024; *n*=84 plantas reproductivas), donde los individuos de las categorías 6 y 7 son los que producen el mayor número de frutos (contraste de clases 2 a la 5 contra la 6 y 7, χ^2=4.92, *g.l.*=1, *P*=0.026). La producción de semillas también difiere entre las categorías de tamaño (Cuadro 3, χ^2=14.15, *g.l.*=5, *P*=0.014; *n*=84 plantas reproductivas), en este caso, las categorías dos y tres presentan un mayor número promedio de semillas por fruto (Fig. 3, Cuadro 3, χ^2=10.69, *g.l.*=1, *P*=0.0017).

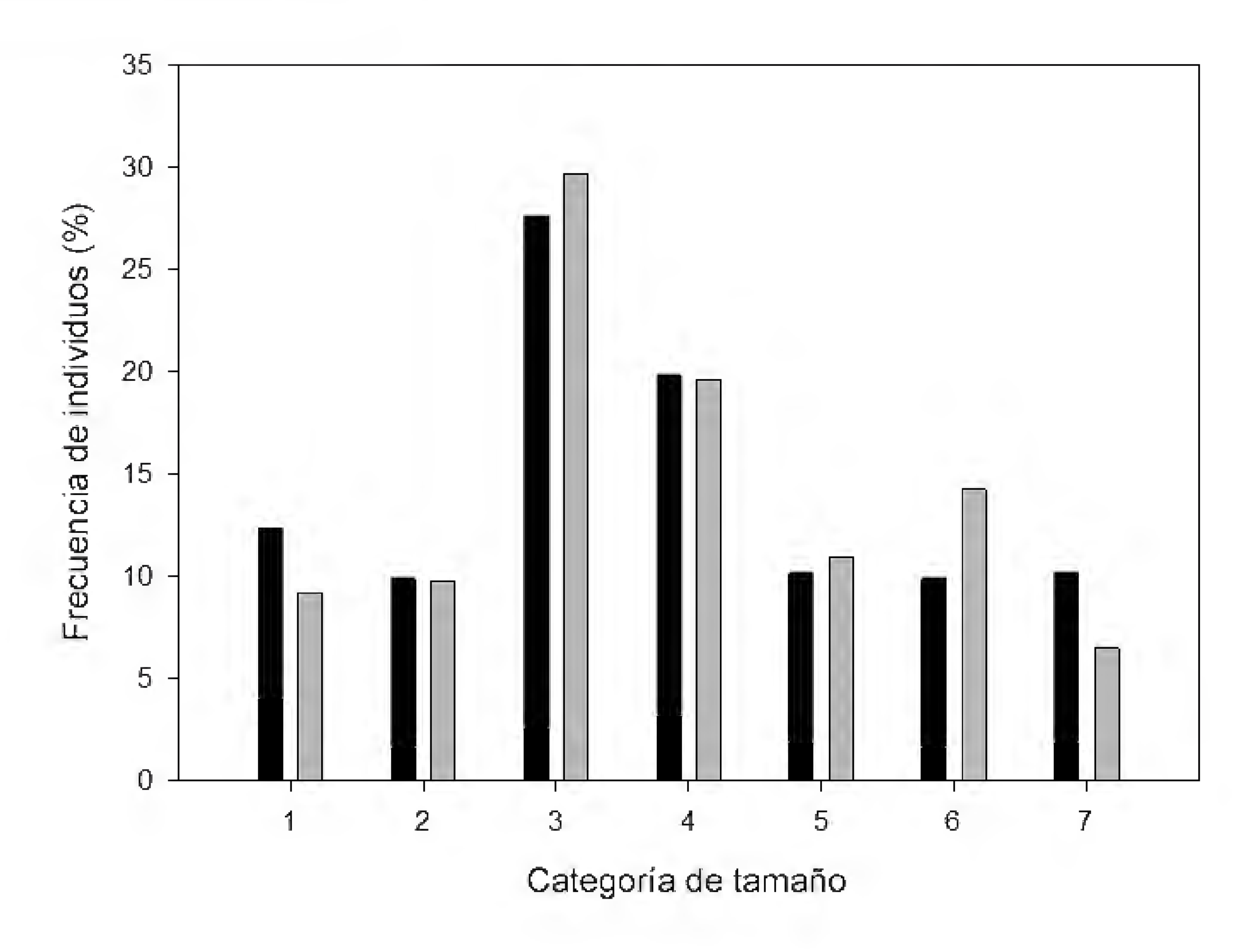


Figura 2: Estructuras poblacionales de *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose observadas en una población localizada en Cadereyta, Querétaro, México. Barras negras corresponden al censo en el año 2008 (*N*=373 individuos) y las grises al de 2009 (*N*=337). Los intervalos de clase para las categorías de tamaño: 1=0.006-7 cm³, 2=>7 ≤ 30 cm³, 3=>30 ≤ 600 cm³, 4=>600 => 2500 cm³, 5=>2500 ≤ 4100 cm³, 6=>4100 ≤ 9200 cm³, 7=>9200 cm³.

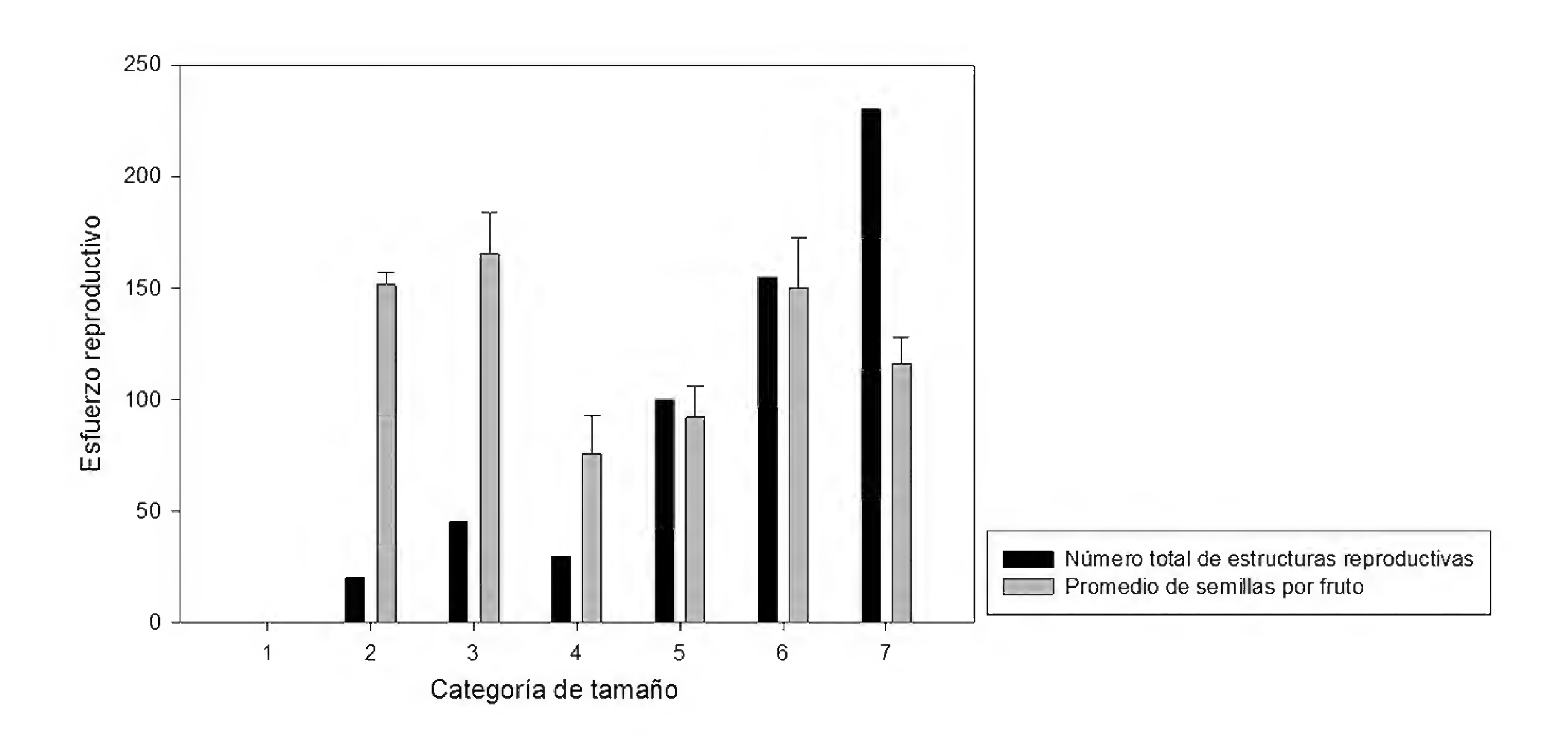
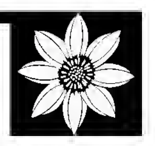


Figura 3: Distribución del esfuerzo reproductivo en términos del número de botones florales, flores y frutos, y promedio de semillas (± error estándar) por fruto de los individuos de *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose; en cada una de las categorías de tamaño de las plantas (1=0.006-7 cm³, 2=>7 ≤ 30 cm³, 3=>30 => 600 cm³, 4=>600 ≤ 2500 cm³, 5=>2500 ≤ 4100 cm³, 6=>4100 ≤ 9200 cm³, 7=>9200 cm³, volumen). Los datos de fecundidad corresponden a 2008.



Cuadro 3: Número de frutos y semillas per cápita (promedio ± desviación estándar) en los individuos reproductivos de *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose de diferentes categorías de tamaño (1=0.006-7 cm^3, 2=>7 ≤ 30 cm^3, 3=>30 ≤ 600 cm^3, 4=>600 ≤ 2500 cm^3, 5=>2500 ≤ 4100 cm^3, 6=>4100 ≤ 9200 cm^3, 7=>9200 cm^3). Los individuos de la primera categoría no son reproductivos. Datos obtenidos en dos parcelas de estudio localizadas en Cadereyta, Querétaro, México, durante 2008 (*N*=número de individuos).

Categoría de tamaño	*N*	Número de frutos	Número de semillas
1	0		
2	2	2.5 (0.70)	188 (43.8)
3	5	2.2 (1.3)	276.5 (271.4)
4	14	2.1 (1.3)	50.9 (86.5)
5	19	2.7 (1.9)	36.6 (67.1)
6	22	2.9 (2.3)	31.25 (87.5)
7	22	4.1 (3.5)	71.1 (145.2)

En el censo correspondiente al año 2009 no se encontró reclutamiento de plántulas y se observó mortalidad en todas las categorías de tamaño. Las primeras categorías presentan una mayor probabilidad de mortalidad, la cual va disminuyendo en aquellas con individuos de mayor tamaño. La categoría de semillas presentó el valor más alto (0.72), seguido de la categoría uno (0.26) y las categorías siete (0.13) y dos (0.11) (Fig. 4).

Discusión

El tamaño y la dinámica de las poblaciones de *A. ornatum* no son conocidos en conjunto. Arias (1989) estimaba que aún existen varias poblaciones estables, aunque se aprecia un deterioro general de las mismas. No obstante, varias poblaciones se han perdido (Sánchez, 2006; Sánchez-Martínez et al., 2006). Según lo observado por Ortega (2004) en individuos de *A. ornatum* en la zona de la Presa de Zimapán, Hidalgo, México, se producen 17 frutos viables por año en esa población. Éstos a su vez producen en promedio 42 (± 24.2 d.e.) semillas por fruto, mientras que el porcentaje de germinación reportado es de 56%. En el caso de la población estudiada en Cadereyta, encontramos tres veces más frutos producidos y semillas que lo reportado para la especie en otras poblaciones (Arias, 1989). Sin embargo, el asentamiento (fruit set, proporción de flores que pasan a formar fruto) de frutos es de los más bajos que se han registrado si se le compara con lo reportado para otras especies de cactáceas, porque el promedio estimado es de 75% (Mandujano et al., 2010). Aunado a ello, como las semillas son la única forma de dispersión de la especie y se ha detectado granivoría por parte de hormigas del género *Iridomyrmex* que se alimentan de éstas, principalmente de su funículo después de que ha ocurrido la dehiscencia (Arias, 1989), deben ser pocas las semillas que pueden llegar a establecerse.

El establecimiento de las semillas en *A. ornatum* sigue la relación de nodriza protegido, es decir, ocurre bajo la protección de arbustos, huecos en las rocas o bajo plantas adultas a las que se agregan, en donde se reduce la temperatura y la radiación (Arias, 1989; Ortega, 2004; Zepeda et al., 2013). El patrón de distribución espacial agregado es común en especies que presentan asociación nodriza protegido, porque las zonas favorables para el establecimiento se reducen a las que aportan la protección contra los factores abióticos y bióticos (Jordan y Nobel, 1982; Godínez-Álvarez et al., 2003; Mandujano et al., 2007).

Arias (1989) confirma que el desarrollo inicial de los individuos de la especie es lento y comprueba que en la mayoría de las poblaciones estudiadas existen reemplazos en la población. Además, menciona que, durante sus recorridos en campo, en 16 de las 19 localidades valoradas, se presentan plántulas e individuos inmaduros. Ortega (2004) menciona que *A. ornatum* mantiene su crecimiento en forma globosa hasta los 15 a 25 cm y posteriormente se desarrolla como columnar. Diez localidades estudiadas durante el año 2005 por el personal del Jardín Botánico Regional de Cadereyta, en el centro de Querétaro, arrojaron tamaños poblacionales pequeños (menos de 50 individuos por localidad), pero en todas se encontraron plántulas (Sánchez, 2006; Sánchez-Martínez et al., 2006), por lo que la población que estudiamos es actualmente la más grande que queda de la especie. García-Manjares et al. (2008) indican, en un estudio realizado en la Barran-

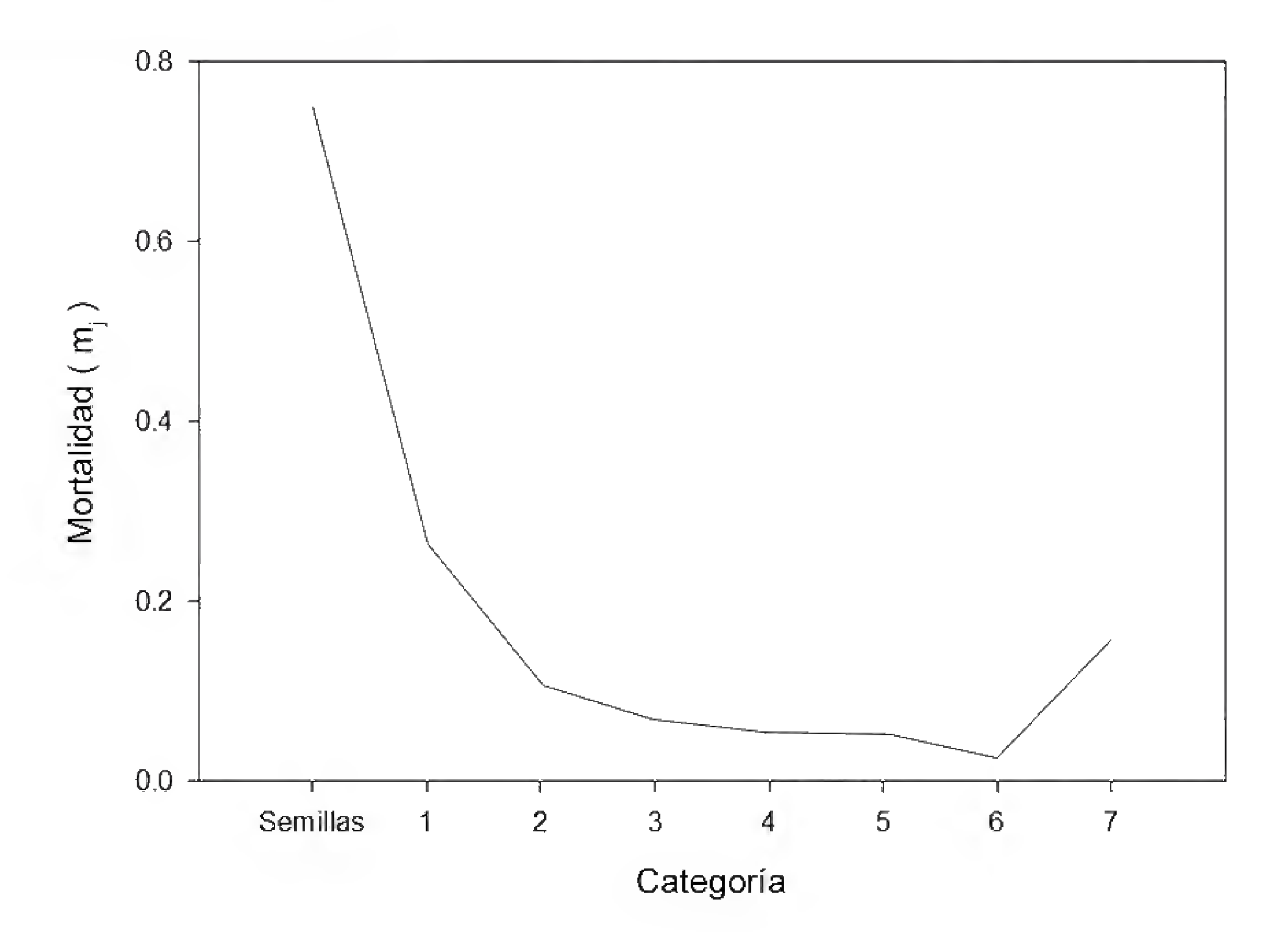
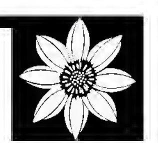


Figura 4: Probabilidades de mortalidad de los individuos de *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose de acuerdo a su categoría de estado de desarrollo y tamaño, 1=0.006-7 cm^3, 2=>7 ≤ 30 cm^3, 3=>30 ≤ 600 cm^3, 4=>600 ≤ 2500 cm^3, 5=>2500 ≤ 4100 cm^3, 6=>4100 ≤ 9200 cm^3, 7=>9200 cm^3.

ca de Metztitlán, que las alturas de los individuos oscilan entre 1 y 119 cm, lo que implica reclutamiento reciente. El intervalo de altura con mayor frecuencia difiere entre las poblaciones de *A. ornatum,* en una fue de 50 a 60 cm y en la otra de 30 a 40 cm. En el caso de la población de Cadereyta, encontramos que la categoría de los más pequeños ocupa el tercer lugar en frecuencia de individuos, donde la altura registrada de *A. ornatum* en la clase 1 de volumen fue de 0.2 a 2 cm y se registraron casi 40 plantas, por lo que la estructura poblacional sugiere que sí ha habido reclutamiento. Sin embargo, en los dos años de este estudio no se registraron plántulas recién establecidas en la población de *A. ornatum*; lo que sugiere que es necesaria una observación estrecha de los procesos de reclutamiento, porque las plantas pueden mantenerse en el mismo estado de desarrollo por varios años, en este caso, como juvenil o plántula (Caswell, 2001).

La estructura de tamaños observada en una población ayuda a comprender los procesos históricos y probablemente actuales que determinan la dinámica poblacional de una especie. Así, la forma de estructura poblacional refleja el reclutamiento de varios años atrás, aunque no podemos datar cuándo sucedió. La variedad de estructuras poblacionales que se pueden encontrar en la naturaleza es resultado de diferencias entre la producción de semillas, la tasa de germinación, la formación de bancos de semillas, el crecimiento anual dado por abundancia o escasez de recursos, el crecimiento clonal, la supervivencia y la fecundidad de los individuos, dependiendo así de la interacción de todos estos procesos (Mandujano et al., 2001; Martínez-Ávalos, 2007).

En el caso de la población estudiada de *A. ornatum*, la alta proporción de individuos en las tres primeras categorías de tamaño sugiere que ha habido reclutamiento reciente. La forma de la curva de la estructura de tamaños de *A. ornatum* sugiere este patrón, como se ha reportado para otras especies perennes, ya que, por el contrario, la ausencia de ciertas tallas o la presencia de valles en las gráficas de estructura poblacional indican el reclutamiento escaso o en pulsos temporales (Mandujano et al., 2001; Godínez-Álvarez et al., 2003). La evidencia de reclutamiento concuerda con lo reportado para una población de la misma especie en Zimapán (Ortega, 2004) y otra en Meztitlán con tamaños poblacionales grandes (García-Manjares et al.,



2008), ambas en el estado de Hidalgo. Sin embargo, Arias (1989) reporta en dos de tres poblaciones de *A. ornatum* estudiadas en la zona árida queretano-hidalguense una relación inversa a la mencionada anteriormente, lo cual sugiere que las poblaciones pequeñas no presentan reclutamiento.

La época reproductiva de *A. ornatum* es larga, extendiéndose de noviembre a mayo. En este estudio se observó que solo 34% de los individuos de la población son reproductivos y que se presentan una mayor cantidad de estructuras reproductivas (botones florales, flores y frutos) en las últimas categorías de la estructura de tamaños, pero, en promedio, un mayor número de semillas por fruto en las primeras categorías reproductivas (dos y tres). Esto refleja que la historia de vida de la especie en la localidad de estudio tiene una asignación de recursos diferencial en las distintas categorías del ciclo de vida. La historia de vida de un organismo puede definirse como la historia evolutiva de las características que componen su ciclo de vida, las cuales sintetizan los procesos de reproducción, crecimiento y supervivencia, y determinan su adecuación en el ambiente que habita (Cody, 1966; Stearns, 1992). En el caso de la especie de estudio y bajo el contexto descrito anteriormente, si los individuos de mayor tamaño asignan más recursos a la producción de estructuras reproductivas entonces, el tamaño de los frutos disminuirá, mientras que en las categorías en las que en promedio se producen menor número de estructuras reproductivas, la asignación de recursos estará enfocada a producir frutos de mayor tamaño y por lo tanto una mayor producción de semillas.

Los factores que condicionan el desarrollo natural de *A. ornatum* son principalmente de origen humano. El género entero sigue siendo predilecto de los coleccionistas. Particularmente esta especie atrae mucho interés debido, entre otros factores, a los nuevos hallazgos de poblaciones realizados durante el 2004 en la frontera guanajuatense-potosina que han permitido localizar formas intermedias entre *A. ornatum* y *A. myriostigma*. Las variaciones híbridas (consideradas variedades por los coleccionistas y en algunos tratados como especies) de *Astrophytum ornatum* (conocidas como *A. glabrescens*, *A. niveum*, *A. mirbelii* y *A. virens*) presentan una alta demanda en el mercado (Sánchez, 2006). El saqueo de plantas, plántulas y semillas podría estar activo en estas poblaciones por lo que es necesario un monitoreo permanente (Sánchez, 2006). Como ya se hizo evidente, la producción de frutos y semillas es muy baja y el reclutamiento no ocurre todos los años.

Los peligros originados localmente están también presentes y de ellos, el pastoreo caprino es frecuente, aunque no existen estudios que correlacionen la perturbación de este tipo de ganado con los disturbios de consecuencias para las poblaciones, en todo su ámbito de distribución (Arias, 1989). La carga animal aún en algunos sitios ya declarados como reservas ecológicas (Reservas de la Biosfera de Metztitlán y Sierra Gorda) es alta (Sánchez, 2006). Adicionalmente, existe desde varios años atrás un problema con los burros ferales que también destruyen las biznagas (SEMARNAP, 1999).

De acuerdo con la evaluación de la condición local de riesgo, *A. ornatum* es una especie relacionada con la Zona Árida Querétaro-Hidalguense que presenta especificidad de hábitat y se distribuye preferentemente en las cañadas de los ríos locales, y se asocia con el matorral micrófilo, rosetófilo y submontano de la región. Dada la extensión de los cauces de los ríos es posible que la especie encuentre sitios de resguardo para su establecimiento, pero algunos de ellos ya se encuentran muy deteriorados o amenazados por ser zonas de extracción del mármol y otros materiales (Sánchez-Martínez et al., 2006). Las poblaciones más numerosas se han registrado en sitios con mayor pendiente, como es el caso en este estudio. En poblaciones ubicadas en sitios de menor pendiente es notable el grado de deterioro que presentan ya que son dañadas por el sobrepastoreo, por la extracción de leña y de plantas de *A. ornatum*, y por el ganado equino (burros) (Sánchez-Martínez et al., 2006). Cabe señalar que en los dos años de estudio no se registró saqueo de plantas en los lugares censados, dada la dificultad para acceder al sitio y la cercanía a ejidos. En síntesis, es primordial que se preserve el hábitat relicto que mantiene la población de *A. ornatum*, dado que la información generada en esta investigación y en un estudio demográfico en el sitio indi-

can que es una población frágil, que presenta individuos reproductivos, la producción de semillas viables, pero su dinámica poblacional sugiere que tiende a decrecer, dado que en los años de estudio no se observó reclutamiento y se encontró baja precipitación (Zepeda et al., 2013). Se sabe que hay limitaciones de su muestreo y en especies perennes es deseable obtener información por periodos amplios de tiempo para incrementar la certidumbre de los resultados. No obstante, esta población es la más grande que se mantiene en la región, por lo que deben concretarse los esfuerzos para su preservación.

Contribución de autores

VZ y MCM plantearon el estudio. JG y MCM financiaron el proyecto. VZ, MCM y JG contribuyeron a la toma de datos en campo. VZ y MCM realizaron los análisis. Todos los autores colaboraron con la interpretación de los datos, desarrollo y revisión del manuscrito.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT, 221362) a MCM, y beca de estancia sabática del Programa de Apoyos para la Superación del Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México (PASPA-DGAPA-UANM) a MCM. Beca para conclusión de grado a VZ y financiamiento del proyecto CONACyT (CB 83790), y a la Beca de estancia sabática de CONACyT a JG.

Agradecimientos

Al Jardín Botánico Regional de Cadereyta "Ing. Manuel González de Cosío", al Ing. Emiliano Sánchez y todo el personal, por el apoyo y las facilidades otorgadas. A M. en C. Ruth Chávez Martínez por ayuda en la descripción e identificación de la vegetación en el sitio de estudio. A los propietarios de los sitios en la localidad de Agua Salada, Cadereyta, Querétaro, México, por el permiso para hacer este estudio. Este trabajo se realizó en el Taller de Ecología terrestre y manejo de recursos bióticos, Facultad de Ciencias, UNAM. Dos revisores anónimos contribuyeron con sus comentarios para el mejoramiento del artículo.

Literatura citada

Álvarez, R., H. Godínez-Álvarez, U. Guzmán y P. Dávila. 2004. Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: implicaciones para su conservación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 75: 7-16.

Anderson, E. F. 2001. The Cactus Family. Timber Press Portland. Oregon, USA. 776 pp.

Arias, S. 1989. Variación morfológica de *Astrophytum ornatum* (DC.) Web. (Cactaceae) en cuatro poblaciones de las zonas áridas queretana e hidalguense. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 75 pp.

Arias, S., U. Guzmán, M. C. Mandujano, M. Soto y J. Golubov. 2005. Las especies Mexicanas de Cactáceas en riesgo de extinción: una comparación entre los listados NOM-ECOL-2001 (México), la lista roja (UICN) y CITES. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 50(4): 100-125.

Bárcenas, R. T. 1999. Patrones de distribución de Cactáceas en el estado de Guanajuato. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 36 pp.

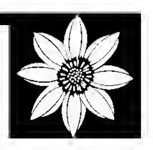
Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. Las Cactáceas de México. Vol. 2. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 404 pp.

Bravo-Hollis, H. y L. Scheinvar. 1995. El interesante mundo de las cactáceas. Fondo de Cultura Económica. México, D.F., México. 233 pp.

Brys, R., H. Jacquemyn, P. Endels, G. de Blusth y M. Hermy. 2005. Effect of habitat deterioration on population dynamics and extinction risks in a previously common perennial. Conservation Biology 19: 1633-1643. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00216.x

Carrillo-Angeles, I. G., H. Suzán-Azpiri, M. C. Mandujano, J. Golubov y J. G. Martínez-Ávalos. 2016. Niche breadth and the implications of climate change in the conservation of the genus *Astrophytum* (Cactaceae). Journal of Arid Environments 124: 310-317. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.09.001

Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. Sinauer Associates. Sunderland, USA. 722 pp.



CITES. 2011. Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES). Ginebra, Suiza. http://www.cites.org/esp/app/appendices.shtml.

Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. Evolution 20: 174-184. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2406571

Esparza-Olguín, L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002 Demographic analysis of a rare columnar cactus *(Neobuxbaumia macrocephala)* in the Tehuacan Valley, Mexico. Biological Conservation 103: 349-359. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00146-X

García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 252 pp.

García-Manjares, J., C. Jiménez-Sierra y M. L. Matias-Palafox. 2008. Demografía de *Astrophytum ornatum*. Congreso Mexicano de Ecología 2008 "La ecología mexicana en tiempos de cambio global", Mérida, Yucatán, 16 al 21 de noviembre de 2008. México.

Glass, C. 1998. Guía para la identificación de cactáceas amenazadas de México. Fideicomiso Fondo para la Biodiversidad, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, y CANTE. México, D.F., México.

Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. Botanical Review 69: 173-203. DOI: http://dx.doi.org/10.1663/0006-8101(2003)069[0173:DTITC]2.0.CO;2

Gómez-Sánchez, A. 2001. Enciclopedia ilustrada de los cactus y otras suculentas (descripción de las especies, hábitat y cuidados de cultivo). Floramedia. Barcelona, España. 224 pp.

Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2003. Catálogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 111 pp.

Hernández, H. M. y H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento e las cactáceas mexicanas amenazadas. Acta Botanica Mexicana 26: 33-52. DOI: http://dx.doi.org/10.21829/abm26.1994.690

Huerta, M. F. M. y S. V. E. Escobar. 1998. Estatus ecológico actual de *Ferocactus histrix* (DC) Lindsay en los llanos de Ojuelos, Jalisco-Zacatecas. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 43(3): 57-64.

Hunt, D. 1999. CITES Cactaceae checklist. Royal Botanical Gardens Kew/Internacional Organization for Succulent Plant Study. Kew, UK. 315 pp.

IUCN. 2016. International Union for Conservation of Nature. Red List of Threatened Species. http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/search

Jiménez-Sierra, C., M. C. Mandujano y L. E. Eguiarte. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the Desert of Tehuacán, México at risk? Population projection matrix and life table response analysis. Biological Conservation 135: 278-292. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/s12231-010-9119-y

Jordan, P. W y P. S. Nobel. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment, and growth. Botanical Gazette 143: 511-517. DOI: http://dx.doi.org/10.1086/337329

Krebs, J. 1985. Ecología: Estudio de la distribución y abundancia. Harla. 2a ed. México, D.F., México. 753 pp.

Leirana, J. y V. Parra. 1999. Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri,* an endemic cactus of coastal Yucatán, México. Journal of Arid Environments 41: 421-428. DOI: http://dx.doi.org/10.1006/jare.1998.0490

Mandujano, M. C., C. Montaña, M. Franco, J. Golubov y A. Flores Martínez. 2001 Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. Ecology 82: 344-359. DOI: http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0344:IODAVI]2.0.CO;2

Mandujano, M. C., C. Montaña, I. Mendez y J. Golubov. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. Journal of Ecology 86: 911-921. DOI: http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00308.x

Mandujano, M. C., J. A. Verhulst, I. G. Carrillo-Angeles y J. Golubov. 2007. Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): Evaluating the status of a threatened species. International Journal of Plant Science 168: 1035-1044. DOI: 10.1086/519008.

Mandujano, M. C., I. G. Carrillo-Angeles, C. Martínez-Peralta y J. Golubov. 2010. Capítulo 10. Reproductive biology of Cactaceae. In: Ramawat, K. G. (ed.). Desert plants - biology and biotechnology. Springer. New York, USA. pp. 197-230.

Martínez-Ávalos, J. G. 2007. Dinámica poblacional del "falso peyote" *Astrophytum asterias* (Zucc) Lem. (Cactaceae), una especie amenazada del Noreste de México. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, México. 107 pp.

Martínez-Ávalos, J. G., H. Suzán y C. A. Salazar. 1993. Aspectos ecológicos y demográficos de *Ariocarpus trigonus* (Weber) Schumann. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 38: 30-38.

Martínez-Ávalos, J. G., H. Suzán y C. A. Salazar. 1994. Aspectos ecológicos y demográficos de *Neolloydia pseudopectinata* (Backeberg) E. F. Anderson. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 39: 27-33.

Martínez-Peralta, C. y M. C. Mandujano. 2009. Saqueo en poblaciones naturales de *Ariocarpus*: el caso de *A. agavoides*. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 54: 60-62.

Martínez-Peralta, C. y M. C. Mandujano. 2011. Reproductive ecology of the endangered living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). The Journal of the Torrey Botanical Society 138(2): 145-155. DOI: http://dx.doi.org/10.3159/TORREY-D-10-00010.1

McAuliffe, J. R. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. Oecologia 64: 319-321. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/BF00379128

Nobel, P. S. 1989. Temperature, water availability, and nutrient levels at various soil depths - consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects. American Journal of Botany 76: 1486-1492. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2444436

Ortega, V. R. A. 2004. Rescate y caracterización ecológica de especies vegetales en estatus crítico de conservación, en el área del proyecto hidroeléctrico Zimapán, México. Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, México. 72 pp.

Palmer, M. E. 1987. A critical look at rare plant monitoring in the United States. Biological Conservation 39: 113-127. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/0006-3207(87)90029-2

Robbins, C. (ed.). 2003. Prickly Trade Trade and Conservation of Chihuahuan Desert Cacti. TRAFFIC North America. World Wildlife Fund. Washington, USA. 65 pp. http://wildtrade.org/files/TRAFFIC-2003-Robbins-Prickly-Trade.pdf

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D.F., México. 432 pp.

Sánchez, E. 2006. Ficha técnica de *Astrophytum ornatum*. Apuntes técnicos para el conocimiento de la situación de conservación de especies de la familia Cactaceae en el estado de Querétaro. Jardín Botánico Regional de Cadereyta "Ing. Manuel González de Cosío" Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro-Bases de datos SNIB-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Proyecto No. CK016. México.

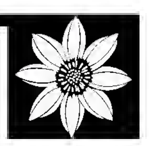
Sánchez-Martínez, E., R. J. Chávez-Martínez, J. G. Hernández-Oria y M. M. Hernández-Martínez. 2006. Especies de Cactaceae prioritarias para la conservación en la zona árida queretano-hidalguense. Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro. Querétaro, Querétaro, México.

SAS. 1989-2016. JMP® statistics and graphics guide, version 10. SAS Institute Inc. Cary, USA.

Schemske, D. W., B. C. Husband, M. H. Ruckelshaus, C. Goodwillie, I. M. Parker y J. G. Bishop. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. Ecology 75: 584-606. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/1941718

SEMARNAP. 1999. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Sierra Gorda, México. Secretaría del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca. México, D.F., México.

SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación. México, D.F., México. 78 pp. http://www.profepa.



gob.mx/innovaportal/file/3552/1/nom-059-semarnat-2010__30-dic-2010.pdf.

SPP. 1986. Síntesis geográfica nomenclatura y anexo cartográfico del estado de Querétaro. Secretaría de Programación y Presupuesto. México, D.F., México. 141 pp.

Stearns, S. C. 1992 The evolution of life histories. Oxford University Press. Oxford, UK. 249 pp.

Suzán, H. 1997. Análisis de viabilidad poblacional de *Ariocarpus trigonus*. I Congreso Nacional sobre Cactáceas. Programas y resúmenes. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México, México. p. 56.

Suzán, H., D. J. García, H. S. Álvarez, S. C. González, A. C. Juárez y N. M. Pazaron. 1998. Monitoreo de *Lophophora difusa,* cactácea endémica a la región árida de Querétaro. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México. p. 59.

Suzán, H., G. P. Nabhan y D. T. Patten. 1994. Nurse plant and floral biology of a rare night-blooming *Cereus, Peniocereus striatus* (Brandegee) F. Buxbaum. Conservation Biology 8: 461-470. DOI: http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.1994.08020461.x

Turner, R. M., S. M. Alcorn y G. Olin. 1969. Mortality of transplanted Saguaro Seedlings. Ecology 50: 835-844. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/1933697

Vázquez Lobo, A., Aguilar Morales G., Arias S., Golubov J., Hernández-Hernández T. y M. C. Mandujano. 2015. Phylogeny and biogeographic history of the *Astrophytum* (Cactaceae). Systematic Botany 40(4): 1022-1030. DOI: http://dx.doi.org/10.1600/036364415X690094

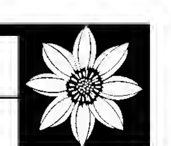
Zamudio, S., J. Rzedowski, E. Carranza y G. Calderón de Rzedowski. 1992. La vegetación en el estado de Querétaro. Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro e Instituto de Ecología, A.C. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, México. 92 pp.

Zavala-Hurtado, J. A. y A. Díaz-Solís. 1995. Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cacti *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex. Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). Journal of Arid Environments 31: 21-31. DOI: http://dx.doi.org/10.1006/jare.1995.0045

Zepeda, V. N., M. C. Mandujano, F. Mandujano y J. Golubov. 2013. What can the demography of *Astrophytum ornatum* tell us of its endangered status? Journal of Arid Environments 88: 244-249. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.08.006

Acta Botanica Mexicana 119: 51-68 Abril **2017**

Artículo de investigación



Distribución histórica de las especies del género *Haematoxylum* (Leguminosae) en la Península de Yucatán, México, basada en ejemplares de herbario

Historical distribution of species of the genus *Haematoxylum* (Leguminosae) in the Yucatan Peninsula, Mexico, based on herbarium specimens

Alexis Herminio Plasencia Vázquez[1,3], Pascale Villegas[1], Yarelys Ferrer Sánchez[2], Pedro Zamora Crescencio[1]

1 Universidad Autónoma de Campeche, Centro de Investigaciones Históricas y Sociales (CIHS), Avenida Agustín Melgar s.n., 24030 Campeche, Campeche, México.

2 Universidad Técnica Estatal de Quevedo, Facultad de Ciencias Ambientales, Quevedo, Los Ríos, Ecuador.

3 Autor para la correspondencia: alexpla79@gmail.com

Citar como:
Plasencia Vázquez, A. H., P. Villegas, Y. Ferrer Sánchez y P. Zamora Crescencio. 2017. Distribución histórica de las especies del género *Haematoxylum* (Leguminosae) en la Península de Yucatán, México, basada en ejemplares de herbario. Acta Botanica Mexicana 119: x-x DOI:

Recibido: 24 de noviembre de 2015.
Revisado: 12 de agosto de 2016.
Aceptado: 4 de noviembre de 2016.

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: El género *Haematoxylum* está representado en la Península de Yucatán por dos especies. La más conocida es el palo de tinte (*H. campechianum*) y recientemente, en 2014, fue descrita *H. calakmulense*. Los objetivos de este estudio fueron determinar y caracterizar las áreas de presencia histórica de ambas especies en la Península de Yucatán y dentro del sistema actual de Áreas Naturales Protegidas (ANPs) federales.

Métodos: Para obtener registros históricos de presencia de ambas especies se consultaron los principales herbarios que reúnen ejemplares de las mismas: CICY, CIQR, ENCB, MEXU, UADY, UCAM y XAL. Para caracterizar las áreas donde se tomaron los registros se utilizaron coberturas de suelo, altimetría, climas, morfo-edafología y sistemas ecológicos potenciales y activos en la Península de Yucatán. Se calculó el número de registros de ambas especies contenidos dentro de las Áreas Naturales Protegidas (ANPs) federales.

Resultados clave: *Haematoxylum campechianum* está presente en un mayor número de localidades dispersas por toda la Península, mientras que *H. calakmulense* se observa mayormente hacia el interior de la Península, en la parte meridional, en los alrededores y el interior de la Reserva de la Biosfera de Calakmul y en la periferia del Área de Protección de Flora y Fauna Bala'an K'aax. Para ambas especies la mayor parte de los registros se tomaron en áreas con una combinación de suelos Leptosoles-Vertisoles, con un clima cálido subhúmedo y con predominancia de selva alta y mediana subperennifolia. La mayor parte de las poblaciones de las dos especies se encuentran en áreas externas a las ANPs.

Conclusiones: Tanto para *H. campechianum* como para *H. calakmulense* existen muchos vacíos de información y áreas sin explorar. Sería pertinente tenerlos en cuenta en estudios futuros, para ayudar a complementar la información existente y determinar con precisión su estatus de conservación.

Palabras clave: colecciones de herbario, nuevas especies, palo de Campeche, palo de tinte, plantas con valor comercial, sureste mexicano.

Abstract:

Background and Aims: *Haematoxylum* is represented in the Yucatan Peninsula by two species. The best-known species is logwood (*H. campechianum*) and recently, in 2014, *H. calakmulense* was described. The objectives of this study were to determine and characterize the areas of historical presence of both species in the Yucatan Peninsula and within the current system of National Protected Natural Areas (ANPs).

Methods: To obtain historical records of both species the main herbaria that owe specimens of both species were consulted: CICY, CIQR, ENCB, MEXU, UADY, UCAM and XAL. To characterize the areas where records were taken, variables like land use, elevation, climate, morpho-edaphology and potential and active morpho-ecological systems in the Yucatan Peninsula were used. For both species the number of records present within federal Protected Natural Areas was also calculated.

Key results: *Haematoxylum campechianum* is present in more scattered locations throughout the peninsula, while *H. calakmulense* is mostly seen towards the center of the Peninsula, towards the south, around and inside the Calakmul Biosphere Reserve and in the periphery of the Bala'an K'aax Wildlife Protected Area. For both species most of the records were from areas with a combination of Leptosol-Vertisol soils, in a warm and subhumid climate with a predominance of high and medium semi-evergreen forests. Most of the populations of the two species develop outside of the protected areas.

Conclusions: There are many information gaps and unexplored areas for *H. campechianum* and *H. calakmulense*. It would be relevant to take these into account in future studies, which would help to complement existing information and would allow for accurately determining their conservation status.

Key words: herbarium collections, logwood, new species, plants with commercial value, southeastern Mexico.

Introducción

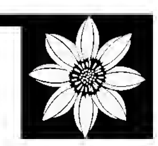
En la Península de Yucatán, México, se reconocen 2300 especies de plantas distribuidas en 956 géneros y 161 familias, siendo la familia Leguminosae la mejor representada en la región, con 78 géneros y 225 especies (Fernández et al., 2012). Entre los diferentes géneros de leguminosas presentes en la Península se encuentra *Haematoxylum* L., un genéro monofilético (Haston et al., 2005) que incluye árboles o arbustos con espinas cónicas en las ramas, hojas pinnadas e inflorescencias en racimos, solitarios o fasciculados (Cruz y Jiménez, 2008). *Haematoxylum* presenta solo cinco especies a nivel mundial, cuatro en América tropical (*H. brasiletto* H. Karsten, *H. campechianum* L., *H. sousanum* Cruz Durán & J. Jiménez Ram. y *H. calakmulense* Cruz Durán & M. Sousa) y una en África (*H. dinteri* Harms, endémica de Namibia) (Cruz y Sousa, 2014).

Haematoxylum campechianum es un árbol originario de la región tropical del continente americano, que se distribuye de forma natural en Guatemala, Belice y en la Península de Yucatán, México (Niembro, 2002). A través de Centroamérica, las islas del Caribe y el norte de América del Sur, esta especie se ha introducido y naturalizado (Stoffers, 1973). Además, se ha introducido como cultivo en países como Filipinas, Colombia y Venezuela (Geilfus, 1994). En la actualidad existen reportes de la presencia de palo de tinte en Benín, Madagascar, China, la Polinesia Francesa y el Archipiélago de Guadalupe (GBIF, 2015)..

Recientemente se realizó la división de *Haematoxylum campechianum* en dos especies: *H. campechianum* y *H. calakmulense* (Cruz y Sousa, 2014). Estas dos especies son similares, pero *H. calakmulense* presenta hojas más cortas y con mayor número de pares de folíolos, de cuatro a seis; en tanto que en *H. campechianum* las hojas son más largas y en general pueden tener de dos a cuatro pares de folíolos, aunque ocasionalmente pudieran presentar cinco (Cruz y Sousa, 2014). Los folíolos en *H. campechianum* son más largos y glabros, mientras que en *H. calakmulense* son más cortos y glabros en el haz, pero en el envés son siempre pilosos en la base, cerca de la unión con el peciólulo (Cruz y Sousa, 2014). Además, en *H. calakmulense* las inflorescencias son más cortas (Cruz y Sousa, 2014).

En la Península de Yucatán *H. campechianum* es conocido comúnmente como palo de tinte o palo de Campeche. Entre los pobladores Mayas se le conoce a esta especie como *éek*, *tooso boon che'* o palo negro (De la Garza et al., 1983). En la región de la Península estos nombres comunes son utilizados de manera indistinta para ambas especies (Cruz y Sousa, 2014). En algunas fuentes históricas el palo de tinte es confundido por algunos autores con el palo de Brasil (*H. brasiletto*) por tener las mismas cualidades tintóreas (p. ej. Martínez, 1959; Ruz, 1979; Contreras, 1996). De ahí surge la confusión entre el palo de Campeche y las especies en lengua náhuatl *quamochitl* (*Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth.) (Del Campo, 2014) o el *huitzquahuitl* (*H. brasiletto*) (Sahagún, 1981). Aun cuando algunos autores señalan que no hay sinonimia para *H. campechianum* (e.g. Niembro, 2002; Herbario CICY, 2016), en varios textos históricos y otras publicaciones se hace referencia a esta especie con otros nombres científicos. Aparece descrita como *Lignum campechianum* Sloane (Sloane, 1696; Hill, 1751; Pearson, 1810; Bacon et al., 1892; Salazar y Soihet, 2001; Duno, 2010), *Haematoxylum lignum* nom. inval. (Wood y Remington, 1918; Salazar y Soihet, 2001) y *Lignum coeruleum* nom. inval. (Bacon et al., 1892; Salazar y Soihet, 2001). Sin embargo, para la mayoría de estos nombres científicos no aparece un autor en la literatura y aparecen referidos generalmente en libros antiguos (p. ej. Smith y Walford, 1693; Sloane, 1696; Schumacher, 1825) o son nombres inválidos como en el caso de *H. lignum* y *L. coeruleum*, que se usaron como nombres comerciales de *H. campechianum* dados sus múltiples usos en la medicina (p. ej. Bacon et al., 1892; Wood y Remington, 1918).

En la Península de Yucatán *H. campechianum* crece sobre suelos arcillosos profundos con escaso drenaje, comúnmente conocidos como tierras bajas (Niembro, 2002), en los cuales se desarrolla la selva baja inundable conocida como *Ak'alche* en la terminología Maya (Duch, 1989). Además, se le puede encontrar asociado a



la selva alta subperennifolia, la selva mediana subcaducifolia y subperennifolia, manglares, matorrales o incluso creciendo a la orilla de ríos u otros cuerpos de agua, en vegetación secundaria o en acahuales. *Haematoxylum calakmulense* se le encuentra en vegetación de selva baja sabanoide, selva baja subcaducifolia inundable, selva mediana subperennifolia, selva mediana subcaducifolia alterada y selva baja subperennifolia, en suelo arcilloso, negro húmedo, en elevaciones de 0 a 300 m (Cruz y Sousa, 2014). Hasta el momento solo se ha registrado esta especie en la Provincia Biótica Península de Yucatán en la región Mesoamericana, que incluye parte de Guatemala y Belice, y en México los estados de Campeche, Yucatán y Quintana Roo (Cruz y Sousa, 2014).

En la Península de Yucatán, el palo de tinte forma grupos densos llamados tintales. El nombre de esta planta, así como de las asociaciones que forma, está dado por uno de sus principales usos: extracción de tinturas. Desde la época prehispánica los mayas utilizaron el palo de tinte para sus rituales, para pintar los hilos con que trenzaban sus cabellos, teñir sus mantas de color negro y su ropa y para pintar su cuerpo y rostro de negro (De la Garza et al., 1983; Contreras, 2010). Estos diferentes usos se le continuaron dando durante la Colonia (Contreras, 2010). A partir del siglo XVI se le dieron nuevos usos a esta planta, se utilizó para añejar el vino malo, así como para escribir mezclado junto con carbón y sal de hierro (Bicchieri et al., 2008). Durante el siglo XIX, además de su extracción para el tinte, se le conocía por sus propiedades tónicas y astringentes para luchar contra la disentería (Larousse, 1867).

El comercio de *H. campechianum* se inició entre los indígenas mucho antes de la presencia española en América y hacia la segunda mitad del siglo XVI comenzó a ser exportado a España (Contreras, 2010). En el estado de Campeche, en particular en la Laguna de Términos, el corte del palo de tinte también se convirtió en una actividad lucrativa para muchos de los piratas que visitaban esta zona (Marzuca, 2004). En la actualidad se promueve la reactivación, dentro de la Península de Yucatán y otros estados del sureste mexicano, de las actividades de extracción de tintes naturales a partir del palo de tinte, para usar como colorante textil así como colorante en microscopía para tinción celular. Entre sus usos más contemporáneos se le atribuyen también propiedades antiinflamatorias, antioxidantes y antisépticas (Duke, 2008), como anticancerígeno (Peng et al., 2014), para conformar el negro de los tintes en dibujos de Gustave Moreau (Pagès et al., 2004) y hasta para teñir el pelo como tinte natural (Bechtold, 2009). Además, se utiliza para la construcción de cercas, para la obtención de carbón como abono para suelos y dentro de los potreros ganaderos se dejan pequeños fragmentos de esta planta para que los bovinos se refugien del sol.

Aunque *H. campechianum* ha estado sujeto a explotación comercial por más de 10 siglos no aparece como una especie amenazada según la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010). El herbario CICY (2016) coloca a esta especie en la categoría de riesgo de atención menor. No se cuenta con información suficiente sobre *H. calakmulense* y el estado de conservación de sus poblaciones, al ser reconocida como nueva especie hace poco tiempo. Las principales amenazas a que se han enfrentado estas especies están relacionadas con las diferentes actividades antropogénicas que se han desarrollado en sus hábitats (Rico y García, 1991; Escalante y Aroche, 2000), las cuales se mantienen en la actualidad (Roy y Turner II, 2006; Vester et al., 2007).

A pesar de que el palo de tinte tiene este elevado valor comercial y cultural se conoce poco sobre sus áreas de distribución dentro de la Península de Yucatán (Niembro, 2002; Duno y Pérez, 2015). En la literatura se le ha prestado mayor atención a otros aspectos de la historia natural de esta planta (Niembro, 2002), sus aplicaciones en la restauración ecológica (Zamora, 2010), su resistencia a los ambientes degradados (Pérez, 2014), así como a la parte histórica y cultural (Vadillo, 1994; Marzuca, 2004; Contreras, 1990 y 2010). Si se determinaran las áreas donde históricamente han estado presentes ambas especies del palo de tinte en la Península de Yucatán, se pudiera apoyar la evaluación y ejecución de acciones de conservación por parte de investigadores y administradores

de la vida silvestre. Estas investigaciones pueden servir como base para una mejor planeación en el manejo de las poblaciones de palo de tinte que aún persisten y permitiría una mejor selección de aquellas áreas que potencialmente pudieran utilizarse para establecer plantaciones forestales de este árbol y así evitar la explotación de las poblaciones naturales. Por estas razones, los objetivos de este estudio son determinar y caracterizar las áreas de presencia histórica de *H. campechianum* y *H. calakmulense* en la Península de Yucatán, basadas en la revisión de ejemplares de herbario. Además, se determinará la presencia histórica de ambas especies dentro del sistema actual de Áreas Naturales Protegidas (ANPs) federales.

Materiales y métodos

Área de estudio

El área de estudio comprende a la Península de Yucatán, entendida para efectos de esta investigación como la división político-administrativa dentro del territorio mexicano que incluye los estados de Campeche, Quintana Roo y Yucatán, la cual abarca una superficie aproximada de 139,897.47 km^2 (INEGI, 2015). Se localiza en la porción septentrional de Mesoamérica, que divide el Golfo de México del Mar Caribe, en el extremo sureste de Norteamérica y el norte de América Central. Desde el punto de vista topográfico la Península se ha descrito como una región de poco contraste en altitud (Lugo et al., 1992). Se divide en dos unidades morfológicas principales: la primera está ubicada en el norte y en ella predominan las planicies, la segunda se encuentra en el sur donde las planicies alternan con lomeríos de hasta 400 m s.n.m.

El clima es tropical subhúmedo, la temperatura media anual es de 24.6 °C y existe una marcada estacionalidad concentrándose la temporada de lluvia en los meses de verano (junio-noviembre). Las precipitaciones generalmente son mayores a 1500 mm (SEMARNAP et al., 2000). La Península de Yucatán se divide en dos áreas, basadas en el cambio de fisonomía de la vegetación. En el noroeste domina la vegetación caducifolia y subcaducifolia y en el sureste la subperennifolia y perennifolia (Espinosa et al., 1999). En la línea costera predominan los manglares y las sabanas (SEMARNAP et al., 2000).

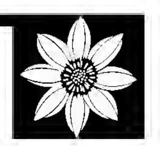
Datos del género *Haematoxylum*

La información de los registros históricos de las especies del género *Haematoxylum* se obtuvo de los herbarios de la Península de Yucatán (CICY, CIQR, UADY, UCAM) y de los tres herbarios más importantes de México (ENCB, MEXU y XAL) (Apéndice). En el herbario MEXU todos los ejemplares de palo de tinte ya estaban clasificados atendiendo a la nueva división en dos especies diferentes: *H. campechianum* y *H. calakmulense*. En el Herbario CICY la colección estaba parcialmente clasificada. En las demás colecciones todos los ejemplares estaban identificados como *H. campechianum*, por lo que se procedió a revisar su identificación. Para ello se siguieron los criterios propuestos por Cruz y Sousa (2014).

Para cada ejemplar de ambas especies se tomaron los datos de localidad de colecta, año, colector, determinador y coordenadas geográficas del registro. En el caso de los ejemplares duplicados solo se tomó la información de uno. Los ejemplares que no tenían los datos de las coordenadas fueron descartados, excepto aquellos que contaban con datos precisos del sitio de colecta, con los cuales se procedió a su georreferenciación. Una vez obtenidos todos los datos sobre las coordenadas de cada registro de *H. campechianum* y *H. calakmulense* se proyectaron sobre un mapa de la Península de Yucatán y se procedió a un proceso de verificación y depuración, con el apoyo del programa ArcView 3.2 (ESRI Inc., EUA). Para aquellos ejemplares en los que no coincidían los sitios de colecta con las coordenadas referidas, se intentaba georreferenciar la localidad correcta, si no era posible por falta de información se eliminaba el registro.

Caracterización de las áreas de colecta de las especies y representatividad en ANPs

Para caracterizar las áreas donde se colectaron los ejemplares de *H. campechianum* y *H. calakmulense* se utilizaron coberturas de suelo, altimetría, clima, morfo-edafología y sistemas ecológicos potenciales y activos en la Península



de Yucatán, tomadas del proyecto Plan Ecorregional de las selvas Maya, Zoque y Olmeca (García y Secaira, 2006). Todas estas coberturas representan a diferentes factores que inciden directamente en el desarrollo de las plantas, por lo cual tienen una relación desde el punto de vista ecológico con la distribución de estas especies. Además, en su mayoría son coberturas que representan a características o condiciones ambientales de los hábitats donde se localizan estas especies, que se mantienen invariables en largos períodos de tiempo, por lo que se pueden utilizar para caracterizar las áreas de presencia de estas especies independientemente del año en que haya sido tomado el registro.

En el caso particular de la cobertura de sistemas ecológicos potenciales, ésta recrea los diferentes tipos de formaciones vegetales que potencialmente debían ocupar las distintas áreas de la Península, excluyendo acciones antropogénicas. Se utilizó esta cobertura con la finalidad de obtener una idea más general de la asociación histórica de ambas especies de palo de tinte a áreas naturales específicas. En el caso de los sistemas ecológicos activos, estos reflejan los diferentes tipos de vegetación y los usos del suelo que existían en la Península de Yucatán hasta aproximadamente el año 2005 (García y Secaira, 2006).

Se proyectaron todos los registros que se reunieron de ambas especies sobre estas diferentes coberturas y se determinó la correspondencia de cada registro con ciertos valores o características ambientales. Además, se calculó el número de registros de ambas especies que están contenidos dentro de las ANPs federales existentes en la Península de Yucatán (CONANP, 2016), para tener una idea de que tan preservadas pudieran estar las áreas donde aún se podrían localizar estas especies. Para realizar estos procedimientos se utilizó el programa ArcView 3.2 (ESRI Inc., USA), con la extensión Asistente de Geoprocesamiento (GeoProcessing Wizard) a través de la herramienta Asignación de Datos por Localización (Assign Data by Location (Spatial Join)).

Resultados

Se reunieron un total de 34 registros de ejemplares de herbario de *H. calakmulense* (Fig. 1A), colectados entre 1980 y 2006 y 131 de *H. campechianum* (Fig. 1B), colectados entre 1965 y 2010. Según estos registros, la especie *H. calakmulense* se observa mayormente hacia el interior de la Península de Yucatán, en la parte meridional, en los alrededores y el interior de la Reserva de la Biosfera de



Figura 1: Registros de *Haematoxylum calakmulense* Cruz Durán & M. Sousa (A) y *Haematoxylum campechianum* L. (B), tomados de las principales colecciones que contienen ejemplares de herbario de estas especies en México. En polígonos gris oscuro se representan varias de las Áreas Naturales Protegidas federales de la Península (CONANP, 2015). 1: Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos. 2: Reserva de la Biosfera Los Petenes. 3: Reserva de la Biosfera Ría Celestún. 4: Parque Nacional Dzibilchaltún. 5: Reserva de la Biosfera Ría Lagartos. 6: Área de Protección de Flora y Fauna Yum Balam. 7: Área de Protección de Flora y Fauna Manglares de Nichupté. 8: Área de Protección de Flora y Fauna Otoch Ma'ax Yetel Kooh. 9: Reserva de la Biósfera Sian Ka'an. 10: Área de Protección de Flora y Fauna Uaymil. 11: Área de Protección de Flora y Fauna Bala'an K'aax. 12: Reserva de la Biosfera Calakmul.

Calakmul y en la periferia del Área de Protección de Flora y Fauna Bala'an K'aax (Fig. 1A). También existen algunos reportes aislados de la especie más hacia el norte de la Península, tres por los alrededores de Valladolid, Sotuta y Yaxcabá en el estado de Yucatán (Fig. 1A), uno por el Ejido Kikab en Campeche (19°18'59.3"N, 90°12'58.1"W) y otro al norte de Felipe Carrillo Puerto en Quintana Roo (19º53'5.9"N, 88º3'19.5"W). Los registros de *H. campechianum* se encuentran dispersos por diferentes áreas de la Península de Yucatán, aunque hay un número considerable de colectas que se realizaron en la zona costera, particularmente en áreas asociadas al Golfo de México como Champotón, Campeche y Los Petenes en el estado de Campeche o Celestún, Sisal, Progreso y Río Lagartos en el estado de Yucatán (Fig. 1B).

Caracterización de los sitios de colecta de *H. campechianum* y *H. calakmulense*

El mayor porcentaje de registros de *H. calakmulense* se encontraron en áreas donde predomina una combinación de suelos Leptosoles-Vertisoles (VII) (Fig. 2A). Estos suelos son generalmente de poco espesor, se desarrollan normalmente sobre roca dura o en áreas muy pedregosas y son de color oscuro con un alto contenido de arcilla. *Haematoxylum campechianum* se colectó en áreas con una mayor variedad de tipos de suelos (Fig. 2A), aunque los porcentajes más altos correspondieron de igual manera con suelos Leptosoles-Vertisoles (VII) y los de tipo Leptosol (VI) (Fig. 2A). De acuerdo a las características morfo-edafológicas, *H. calakmulense* se colectó en su mayoría en sitios de tipo meseta kárstica denudatoria-erosiva (III) (Fig. 2B), al igual que *H. campechianum*; aunque esta última en una menor proporción y casi de igual forma se localizó en áreas del tipo planicie kárstica de selvas secas de Yucatán (VI) (Fig. 2B).

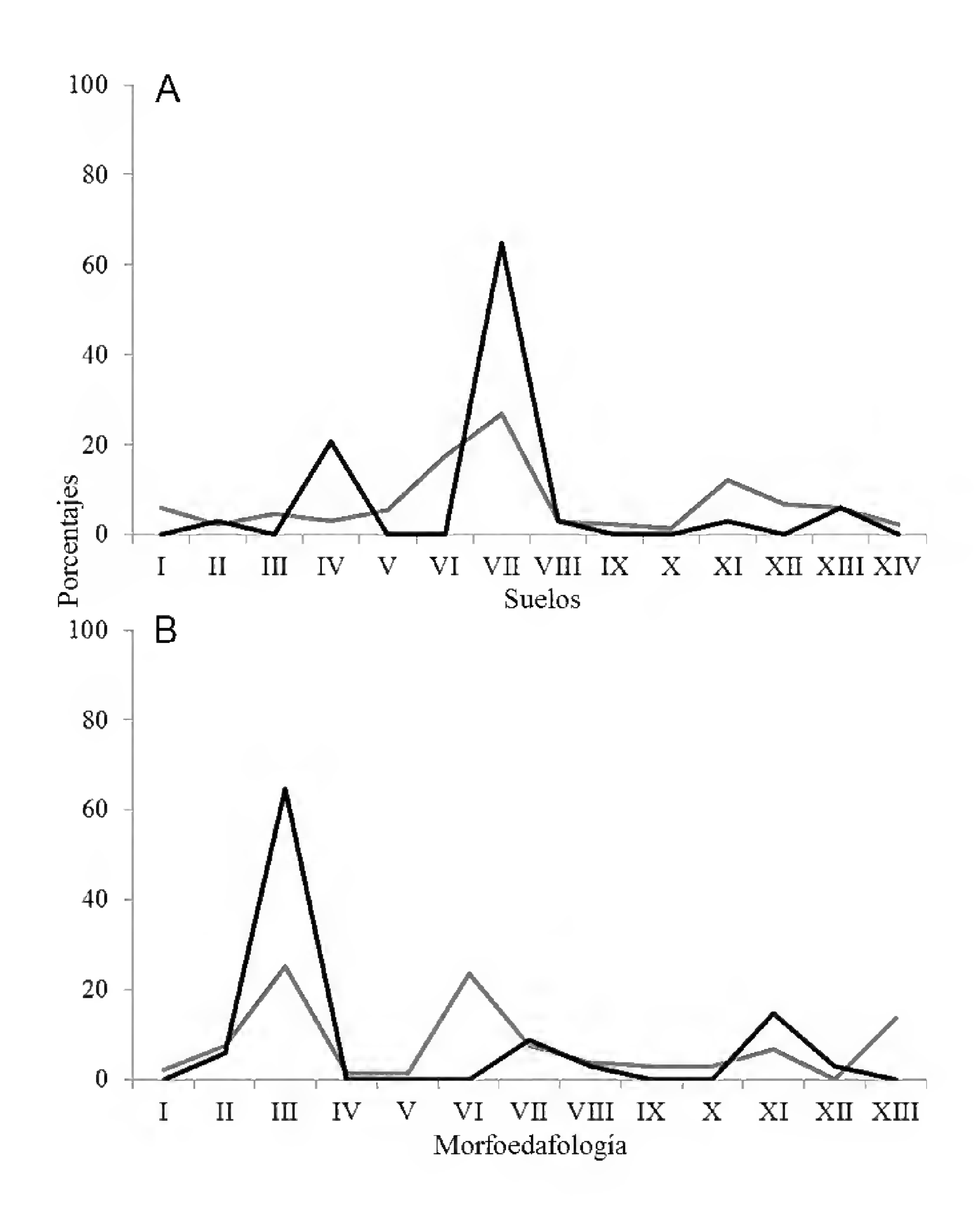
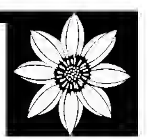


Figura 2: Porcentajes de representatividad del número de ejemplares de herbario de *Haematoxylum campechianum* L. (línea gris) y *Haematoxylum calakmulense* Cruz Durán & M. Sousa (línea negra) en los sitios de colecta en la Península de Yucatán, atendiendo al tipo de suelos (A) y la morfo-edafología (B). Tipos de suelo: I: Acrisol, II: Cambisol, III: Gleysoles, IV: Gleysoles-Vertisoles, V: Histosol, VI: Leptosol, VII: Leptosoles-Vertisoles, VIII: Luvisol, IX: Regosol, X: Poblado, XI: Rendzina, XII: Solonchak, XIII: Vertisol, XIV: Sin clasificación. Morfo-edafología: I: Depresión tectónica kárstica, Hol-Box, II: Meseta kárstica de colinas; III: Meseta kárstica denudatoria-erosiva, IV: Planicie inundación intermareal Sian Ka'an, V: Planicie kárstica con del noreste de Yucatán, VI: Planicie kárstica de selvas secas de Yucatán, VII: Planicie kárstica del norte de Yucatán, VIII: Planicie kárstica escalonada sur de Quintana Roo, IX: Superficie ondulada de pendiente suave, X: Superficies inundables e intermareas, XI: Valle kárstico en formación, XII: Valle tectónico kárstico con selvas bajas y medianas, XIII: Zona costera.

El clima predominante en los sitios de colecta de *H. calakmulense* fue Aw1(x') (Fig. 3A), el cual se clasifica como cálido subhúmedo. *Haematoxylum campechianum* fue registrada en sitios con una mayor variación en relación al tipo de climas (Fig. 3A), siendo lo más representativo el Awo (cálido subhúmedo, con variación en las precipitaciones) y también el Aw1(x') (Fig. 3A) como en el caso de *H. calakmulense*. En relación a la altitud, ambas especies se localizaron en sitios entre los 0 y 300 m s.n.m. (Fig. 3B). *Haematoxylum calakmulense* se localizó con mayor frecuencia entre los 200 y 300 m, mientras que *H. campechianum* estuvo mejor representada al nivel del mar (Fig. 3B).



Con respecto a los sistemas ecológicos activos, el porcentaje más elevado de ejemplares de *H. calakmulense* fueron colectados en sitios donde se registró selva alta y mediana subperennifolia (Cuadro 1), aunque hay un porcentaje considerable que se tomó en sitios donde se registraron pastizales cultivados (Cuadro 1). *Haematoxylum campechianum* se colectó en localidades que mostraron una mayor variabilidad, siendo las áreas de pastizales cultivados las mejores representadas (Cuadro 1). Con respecto a los sistemas ecológicos potenciales, más de 50% de los registros de *H. calakmulense* son de sitios que debían estar potencialmente ocupados por selva alta y mediana subperennifolia (Cuadro 2); al igual que para *H. campechianum*, aunque en un porcentaje más bajo de alrededor de 30% (Cuadro 2).

Representatividad en ANPs de *H. campechianum* y *H. calakmulense*

La mayor parte de los registros históricos de ambas especies se encontraron fuera de las ANPs federales presentes en la Península de Yucatán (Fig. 1 y 4). *Haematoxylum calakmulense* solo estuvo presente dentro de la Reserva de la Biosfera Calakmul (Fig. 1 y 4). Más de 80% de los ejemplares de *H. campechianum* se colectaron fuera de las ANPs. Un número reducido de los registros de esta especie se tomaron dentro de seis de las ANPs de la región (Fig. 1 y 4).

Cuadro 1: Porcentaje de registros de *Haematoxylum campechianum* L. y *Haematoxylum calakmulense* Cruz Durán & M. Sousa en la Península de Yucatán en relación a la vegetación activa y el uso del suelo en las áreas donde fueron colectados. Entre paréntesis aparece el número de registros. Datos de vegetación tomados del Plan Ecorregional de las selvas Maya, Zoque y Olmeca (García y Secaira, 2006).

Vegetación activa y uso de suelo	*H. campechianum* L. % de registros	*H. calakmulense* Cruz Durán & M. Sousa % de registros
Agricultura de riego (incluye riego eventual)	2 (2)	0 (0)
Agricultura de temporal con cultivos anuales	6 (8)	6 (2)
Agricultura de temporal con cultivos permanentes y semipermanentes	2 (3)	0 (0)
Asentamientos humanos	7 (9)	0 (0)
Cuerpo de agua	1 (1)	0 (0)
Manglar	10 (13)	0 (0)
Pastizal cultivado	24 (31)	18 (6)
Pastizal inducido	2 (3)	0 (0)
Popal-tular	6 (8)	0 (0)
Sabana	2 (2)	0 (0)
Selva alta y mediana subperennifolia	14 (18)	25 (9)
Selva alta y mediana subperennifolia con vegetación secundaria arbustiva y herbácea	5 (7)	18 (6)
Selva baja caducifolia y subcaducifolia	2 (3)	0 (0)
Selva baja caducifolia y subcaducifolia con vegetación secundaria arbustiva y herbácea	9 (12)	0 (0)
Selva baja subperennifolia	3 (4)	15 (5)
Selva baja subperennifolia con vegetación secundaria arbustiva y herbácea	2 (3)	3 (1)
Selva mediana caducifolia y subcaducifolia	0 (0)	15 (5)
Selva mediana caducifolia y subcaducifolia con vegetación secundaria arbustiva y herbácea	2 (3)	0 (0)
Vegetación halófila y gipsófila	1 (1)	0 (0)

Cuadro 2: Porcentaje de registros históricos, de herbario, de *Haematoxylum campechianum* L. y *Haematoxylum calakmulense* Cruz Durán & M. Sousa en la Península de Yucatán en relación a la vegetación que potencialmente se debía encontrar en las áreas donde fueron colectados. Entre paréntesis aparece el número de registros. Datos de vegetación tomados del Plan Ecorregional de las selvas Maya, Zoque y Olmeca (García y Secaira, 2006).

Vegetación potencial	*H. campechianum* L. (% de registros)	*H. calakmulense* Cruz Durán & M. Sousa (% de registros)
Manglar	10 (13)	0 (0)
Popal-tular	7 (9)	0 (0)
Sabana	4 (5)	0 (0)
Selva alta y mediana perennifolia	3 (4)	0 (0)
Selva alta y mediana subperennifolia	29 (38)	56 (19)
Selva baja caducifolia y subcaducifolia	17 (23)	0 (0)
Selva baja espinosa	3 (4)	0 (0)
Selva baja subperennifolia	10 (13)	21 (7)
Selva mediana caducifolia y subcaducifolia	14 (18)	23 (8)
Vegetación de duna costera	1 (2)	0 (0)
Vegetación halófila y gipsófila	1 (1)	0 (0)
Cuerpo de agua	1 (1)	0 (0)

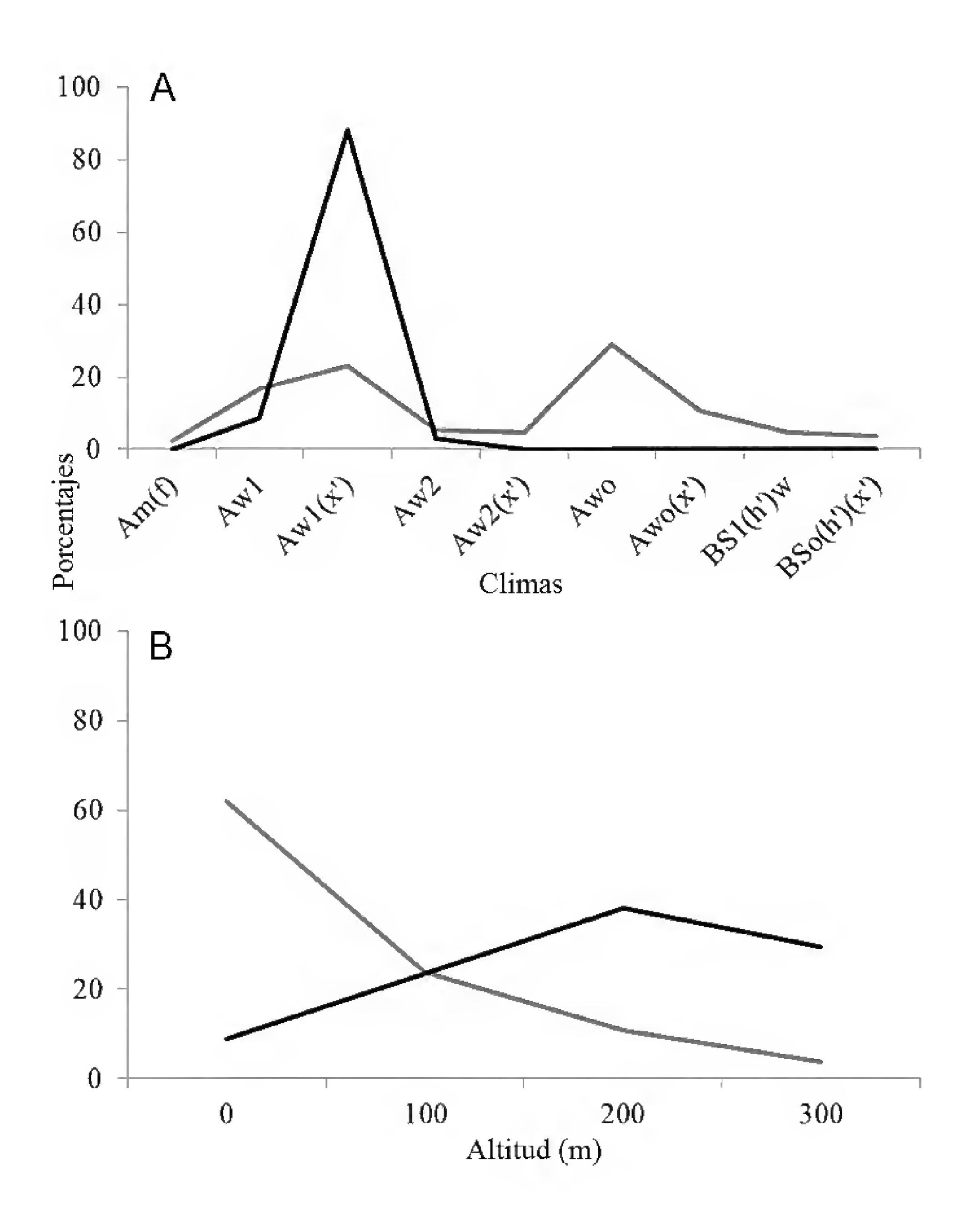


Figura 3: Porcentajes de representatividad del número de ejemplares de herbario de *Haematoxylum campechianum* L. (línea gris) y *Haematoxylum calakmulense* Cruz Durán & M. Sousa (línea negra) en los sitios de colecta en la Península de Yucatán, atendiendo al tipo de climas (A) y la altitud (B). Tipos de clima: Am(f): Cálido húmedo, Aw1: Cálido subhúmedo, Aw1(x'): Cálido subhúmedo, Aw2: Cálido subhúmedo, Aw2(x'): Cálido subhúmedo, Awo: Cálido subhúmedo, Awo(x'): Cálido subhúmedo, BS1(h')w: Semiárido cálido y BSo(h')(x'): Árido, cálido.

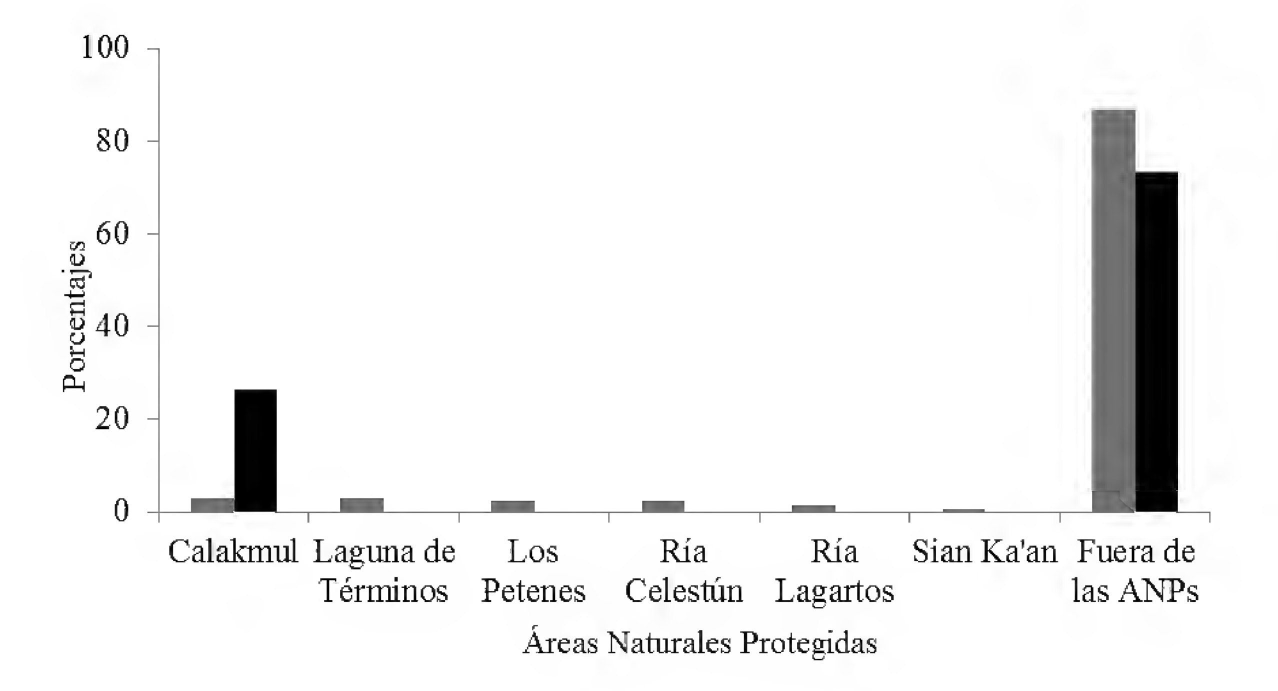
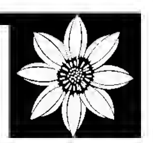


Figura 4: Porcentaje de los registros de *Haematoxylum campechianum* L. (barras grises) y *Haematoxylum calakmulense* Cruz Durán & M. Sousa (barras negras) que aparecen dentro de alguna de las Áreas Naturales Protegidas federales declaradas por la CONABIO en la Península de Yucatán.



Discusión

Las colecciones de herbario han sido muy importantes a lo largo de la historia, pues han servido de base para describir y nombrar a muchas especies (Peralta, 1992), han sido prioridad para establecer programas correctos de conservación (Collar y Rudyanto, 2003), así como para brindar información útil tanto a la comunidad científica como al público en general (Forero, 1975). La información obtenida en los herbarios sobre ambas especies del género *Haematoxylum* presentes en la Península de Yucatán es muy valiosa, ya que ofrece un referente histórico de los sitios donde se pueden localizar estas especies en la actualidad. Además, nos da la posibilidad de explorar bajo qué condiciones naturales se han desarrollado estas plantas, teniendo en cuenta los múltiples cambios que ha sufrido la región de la Península por acciones antropogénicas (Vester et al., 2007; Daniels et al., 2008) que modifican y destruyen parte de los hábitats de estas especies.

No obstante, la información general que se recopiló en los herbarios no necesariamente es representativa de todas las posibles áreas donde se pudieran localizar ambas especies. Es muy frecuente encontrar que las colectas se realizan en las áreas más accesibles, particularmente en las orillas de las carreteras, quedando sin documentar varias zonas poco exploradas por las deficientes vías de acceso (Pérez y Duno, 2015). Sin embargo, en el caso de especies nuevas como es el caso de *H. calakmulense*, los datos obtenidos de los herbarios son la única información con que se cuenta en la actualidad, hasta que no se realicen nuevas investigaciones enfocadas particularmente en esta especie.

Cruz y Sousa (2014) solo refieren como área de simpatría entre *H. calakmulense* y *H. campechianum* la región de Zoh-Laguna en Campeche y en este estudio se comprobó que existen otras áreas asociadas a la Reserva de la Biosfera Calakmul donde ambas especies han coexistido. Esto se pudo comprobar con la revisión de herbarios adicionales a la colección MEXU estudiada por Cruz y Sousa (2014). De igual manera estos autores indican que *H. campechianum* está mejor representada en la porción norte de la Península hacia las zonas áridas y costeras, lo cual se corrige con el presente estudio. En Campeche esta especie está muy bien representada en Palizada, en la porción suroeste de la Península, región que se caracteriza por ser una de las más lluviosas con 1200-1500 mm de lluvia por año (Vidal, 2005). Además, se cuenta con un número considerable de ejemplares provenientes de áreas asociadas a la Reserva de la Biosfera Los Petenes. Estas discordancias entre los criterios de Cruz y Sousa (2014) sobre la distribución de ambas especies en la Península y los resultados que se obtuvieron en este estudio pueden estar relacionadas con el sesgo de colecta, asociado a las colecciones biológicas. En muchas ocasiones las colectas solo se hacen en lugares accesibles o asociados a caminos o carreteras, por lo cual muchas áreas que pueden ser importantes permanecen sin estudiar. Por esta razón es importante revisar la mayor cantidad de ejemplares que se encuentren disponibles en las diferentes colecciones, para de esta forma minimizar este efecto.

Dentro de la Península de Yucatán aún quedan muchas áreas que desde el punto de vista botánico han sido poco exploradas (Duno y Pérez, 2015) y en el caso de *H. calakmulense* la información existente aún es muy incipiente, por lo cual se necesita de más trabajo de campo para delimitar de manera concluyente el área de distribución de esta nueva especie. Por otra parte, *Haematoxylum campechianum* es una especie más conocida y ha sido explotada durante décadas por sus múltiples usos (Contreras, 1987). Sin embargo, tampoco ha sido ubicada de manera concluyente en todo su rango de extensión dentro de la Península de Yucatán. Existen reportes históricos de *H. campechianum* en diferentes áreas de la Península, obtenidos a través de fuentes bibliográficas, de los cuales no hay registros en los principales herbarios que fueron consultados. Entre estas áreas figuran la Isla de Cozumel, Quintana Roo (César y Arnaiz, 1998; Xacur, 1998), Cabo Catoche, Quintana Roo, Laguna de Términos, Campeche y Dzilam, Yucatán (Villegas y Torras, 2014).

Existen otras áreas de las cuales no se encontró ningún tipo de información sobre la presencia de estas dos especies. Sin embargo, resultaría interesante visitarlas, ya que podrían estar presentes atendiendo a sus requerimien-

tos de hábitat. Entre ellas destacan la Bahía de Chetumal (desde Mahahual hasta Xcalak) y Laguna Bacalar, ambas en Quintana Roo y la región de Candelaria en Campeche. Además, es necesario explorar en una serie de extensas localidades dentro del estado de Yucatán de las cuales hay un gran vacío de información.

Teniendo en cuenta la información obtenida, existen algunas similitudes en cuanto a las preferencias de hábitats de estas dos especies, que coinciden en general con lo descrito por Niembro (2002) para *H. campechianum*. En efecto, este autor especifica que *H. campechianum* crece primariamente en terrenos planos con suelos arcillosos sujetos a inundaciones periódicas que tienen drenaje deficiente, comúnmente conocidos como tierras bajas. Los suelos de tipo Vertisoles, que estuvieron entre los más representativos en los sitios de colecta de ambas especies, se caracterizan por presentar gran cantidad de arcilla y baja permeabilidad cuando están húmedos, por lo que en las épocas de lluvia tienden a tener una buena retención del agua superficial (Reyes, 2014). La altitud fue la variable analizada para la cual se encontró una mayor diferenciación entre las preferencias de hábitat para ambas especies, aunque reiteramos que se requiere realizar trabajo de campo en las áreas que aparecen con vacíos de información para poder ratificar este resultado.

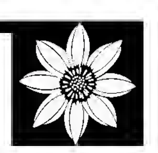
Resulta alarmante que las selvas altas aparezcan como una de las más importantes a las cuales aparecen asociadas ambas especies, ya que en el sureste mexicano estas formaciones vegetales han sido de las más afectadas por los cambios de uso del suelo (Ríos y Navarro, 2009). También se debe tener en cuenta que un número considerable de registros de *H. campechianum* y *H. calakmulense* se encontraron en áreas que se han destinado al cultivo de pastos, por lo que es muy probable que en la actualidad queden pocos individuos o ya no existan. Afortunadamente la selva mediana subperennifolia es otro tipo de vegetación a lo cual se asocian con mayor frecuencia estas especies y es la que tiene una distribución más amplia en la Península de Yucatán, al cubrir aproximadamente 35% del territorio (Plasencia y Escalona, 2014).

La Península de Yucatán ha sufrido grandes transformaciones del paisaje desde la antigüedad con los impactos causados por la cultura Maya (Rico y García, 1991) y posteriormente se intensificó con la apertura de la última frontera agrícola (Escalante y Aroche, 2000). Tales cambios se han mantenido y han implicado la rápida pérdida de extensas áreas de selvas en la región, sobre todo debido a la demanda de pastos para el pastoreo extensivo de ganado (Díaz et al., 2010). Por estas razones, no coincidimos en los criterios expuestos por Duno y Pérez (2015), al plantear que las evidencias existentes indican que *H. calakmulense* no debe estar amenazada en la Península. Sería prudente considerar el criterio de Cruz y Sousa (2014), quienes mencionan que los datos con que se cuenta aún son insuficientes para determinar si la especie realmente se puede incluir en alguna categoría de amenaza. A nivel Península de Yucatán, particularmente en el estado de Campeche, aun cuando no hay datos sobre el aprovechamiento actual de los tintales, se puede observar en las comunidades rurales y pequeños poblados cómo *H. campechianum* tiene disímiles usos. Por ello, se considera necesario una evaluación detallada de cómo se están aprovechando en la actualidad las poblaciones de estas dos especies en la Península de Yucatán.

Ambas especies están representadas en alguna de las ANPs existentes en la Península; no obstante, la mayor parte de los registros existentes fueron tomados fuera de éstas. Esto nos da una idea de que la mayor parte de sus poblaciones se encuentran sin protección alguna. Sin embargo, es necesario considerar que en este estudio solo se tuvieron en cuenta las ANPs federales y no se incluyeron las de tipo estatal, municipal y las privadas. De estas otras ANPs no se contaba con las coberturas que establecen sus límites y por ello no pudieron ser utilizadas en los análisis, aunque se tienen referencias de que en algunas existen extensos tintales, como es el caso de la Reserva Ecológica El Edén A.C. en Quintana Roo.

Conclusiones

A través de esta investigación se realizó una revisión completa de los ejemplares de *H. campechianum* y *H. calakmulense* presentes en los herbarios que almacenan las co-



lecciones más grandes de las mismas en México, lo cual no se había hecho hasta el momento, incluso ni al realizarse la división en dos especies por Cruz y Sousa (2014). En varias de las colecciones examinadas todos los ejemplares aparecían aún como *H. campechianum* y a través de estudio se procedió a revisar su identificación y se separaron los correspondientes a *H. calakmulense*. Además, se incluye una caracterización de las áreas de presencia histórica de ambas especies en la Península de Yucatán, así como su representatividad dentro del sistema actual de Áreas Naturales Protegidas (ANPs) federales. Estos dos últimos aspectos pueden ser muy importantes a la hora de realizar planes de manejo de estas especies en el futuro, dada su importancia económica por los múltiples usos que se les puede dar. Con toda la información recopilada se puede realizar una nueva investigación, encaminada a la obtención de modelos de distribución geográfica potencial de ambas especies. A través de estos modelos se pueden hacer inferencias sobre las áreas de distribución de las mismas en la actualidad y cómo estas se han ido modificando por la acción de diferentes factores naturales y antrópicos.

Contribuciones de autores

AP concibió y diseñó el estudio y adquirió los datos con la ayuda de PZ y PV. Todos los autores contribuyeron en la escritura del manuscrito, la realización de los análisis, la interpretación de los resultados, la discusión, la revisión y la aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por una beca posdoctoral aprobada en la convocatoria PRODEP/2014 (oficio no. DSA/103.5/14/11801) a AP. También se recibió el apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) a través de un proyecto de Ciencia Básica (número de proyecto 237547) a PV.

Agradecimientos

A los curadores y al personal asociado de los siguientes herbarios: CICY (R. Duno y a S. Hernández), MEXU (A.V. Juárez y R. Torres), UADY (J. Tun), CIQR (G.A. Islebe), ENCB (M. de la L. Arreguín y M.Á. Barrios), XAL (S. Avendaño) y UCAM (C. Gutiérrez). Se agradece por su apoyo en las diferentes estancias: O. Aguilar y su familia en México, A D. Cóbian y S. Perera en Chetumal y A A. Serrano en Xalapa. Agradecemos por sus comentarios a los revisores del artículo.

Literatura citada

Bacon, G., F. Bache, H. C. Wood, J. Price y S. P. Sadtler. 1892. The Dispensatory of the United States of America. J. B. Lippincott Company. Philadelphia, USA. 869 pp.

Bautista, F., D. Palma y W. Huchin. 2005. Actualización de la clasificación de los suelos del estado de Yucatán. In: Bautista, F. y G. Palacio (eds.). Caracterización y Manejo de los Suelos de la Península de Yucatán: Implicaciones Agropecuarias, Forestales y Ambientales. Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Autónoma de Yucatán, Instituto Nacional de Ecología. Campeche, México. Pp. 105-122.

Bechtold, T. 2009. Natural colorants in hair dyeing. In: Bechtold, T. y R. Mussak (eds.). Handbook of Natural colorants. John Wiley & Sons. Chichester, UK. Pp. 345.

Bicchieri, M., M. Monti, G. Piantanida y A. Sodo. 2008. All that is iron-ink is not always iron-gall! Journal of Raman Spectroscopy 39: 1074-1078. DOI: http://dx.doi.org/10.1002/jrs.1995

César, A. y S. M. Arnaiz. 1998. El Caribe mexicano. Una frontera olvidada. Universidad de Quintana Roo, Fundación de Parques y Museos de Cozumel. Chetumal, México. 456 pp.

Collar, N. J. y E. Rudyanto. 2003. The archive and the ark: Bird specimen data in conservation status assessment. Bulletin of the British Ornithologists' Club 123A: 95-113.

CONANP. 2016. Buscador de Datos por Área Natural Protegida. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México.

Contreras, A. del C. 1987. El palo de tinte, motivo de un conflicto entre dos naciones, 1670-1802. Historia Mexicana 37: 49-74.

Contreras, A. del C. 1990. Historia de una tintórea olvidada, el proceso de explotación y circulación del palo de tinte

(1750-1807). Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, México. 153 pp.

Contreras, A. del C. 1996. Capital comercial y colorantes en la Nueva España, segunda mitad del s. XVIII. El Colegio de Michoacán. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, México. Pp. 54.

Contreras, A. del C. 2010. La biodiversidad perdida: el caso de los colorantes. In: Durán, R. y M. Méndez (eds.). Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., Programa de Pequeñas Donaciones-Fondo para el Medio Ambiente Mundial, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente. Mérida, México. Pp. 368-372.

Cruz, R. y J. Jiménez. 2008. *Haematoxylum sousanum* (Leguminosae, Caesalpinioideae), una especie nueva del sur de México. Novon: A Journal for Botanical Nomenclature 18: 25-28. DOI: http://dx.doi.org/10.3417/2005126

Cruz, R. y M. Sousa. 2014. *Haematoxylum calakmulense* (Leguminosae, Caesalpinoideae), una Nueva Especie Mesoamericana. Novon: A Journal for Botanical Nomenclature 23: 31-36. DOI: http://dx.doi.org/10.3417/2011106

Daniels, A., K. Painter y J. Southworth. 2008. Milpa imprint on the tropical dry forest landscape in Yucatan, Mexico: Remote sensing and field measurement of edge vegetation. Agriculture, Ecosystems & Environment 123: 293-304. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2007.07.003

De la Garza, M. A. L. Izquierdo y M. del C. León. 1983. Relación histórico-geográfica de la provincia de Yucatán (Mérida, Valladolid y Tabasco). Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. Pp. 74.

Del Campo, M. M. 2014. Pervivencia de los remedios vegetales tradicionales americanos en la terapéutica española actual. Tesis de doctorado. Facultad de Farmacología, Universidad Complutense de Madrid. Madrid, España. 282 pp.

Díaz, J. R, J. F. Mas y A. Velázquez. 2010. Trends of tropical deforestation in Southeast Mexico. Singapore Journal of Tropical Geography 31: 180-196. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1467-9493.2010.00396.x

Duch, G. 1989. Los bajos inundables (ak'alches) de la Península de Yucatán: las expectativas de una evaluación ambiental referida a su aprovechamiento. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México. 50 pp.

Duke, J. A. 2008. Duke´s handbook of medicinal plants of Latin America. CRC Press. Boca Raton, USA. Pp. 343.

Duno, R. 2010. Las primeras plantas de la flora yucateca. Desde el Herbario CICY 2: 57-58.

Duno, R. y J. E. Pérez. 2015. Novedades para la flora de la Península de Yucatán: una leguminosa descrita recientemente: *Haematoxylum calakmulense* (Fabaceae, Caesalpinoideae). Desde el Herbario CICY 7: 10-12.

Escalante, R. y F. Aroche. 2000. El sector forestal mexicano: paradojas de la explotación de un recurso natural. Facultad de Economía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 222 pp.

Espinosa, D., J. J. Morrone, C. Aguilar y J. Llorente. 1999. Hacia una clasificación natural de las provincias biogeográficas mexicanas. Informe final Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Proyecto No. Q054. México, D.F., México. 37 pp.

Fernández, G. C., J. L. Tapia, R. Duno, I. M. Ramírez, L. Can, S. Hernández y A. Castillo. 2012. La Flora de la Península de Yucatán Mexicana: 250 años de conocimiento florístico. Biodiversitas 101: 6-10.

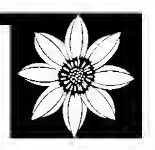
Forero, E. 1975. La importancia de los herbarios nacionales de Ámerica Latina para las investigaciones botánicas modernas. Taxon 24: 133-138.

García, G. y F. Secaira (eds.). 2006. Una visión para el futuro: cartografía de las Selvas Maya, Zoque y Olmeca. Infoterra Editores. San José, Costa Rica. 40 pp.

GBIF. 2015. *Haematoxylum campechianum*. Global Biodiversity Information Facility.

Geilfus, F. 1994. El árbol al servicio del agricultor: manual de agroforestería para el desarrollo rural. Guía de especies. Enda Caribe/Catie. Volumen 2. Turrialba, Costa Rica. 778 pp.

Haston, E. M., G. P. Lewis y J. A. Hawkins. 2005. A phylogenetic reappraisal of the *Peltophorum* group (Caesalpinieae: Leguminosae) based on the chloroplast *trnL-F*, *rbcL* and *rps16* sequence data. American Journal of Botany 92: 1359-1371. DOI: http://dx.doi.org/10.3732/ajb.92.8.1359



Herbario CICY. 2016. Flora de la Península de Yucatán. Unidad de Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, México. http://www.cicy.mx/sitios/flora%20digital

Hill, J. 1751. A history of the materia medica. Printed for T. Longman, C. Hitch, L. Hawes, A. Millar and J. Rivington. London, U.K. Pp. 686.

INEGI. 2004. Guías para la interpretación de cartografía edafología. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, México. http://www.inegi.org.mx/inegi/SPC/doc/INTERNET/EDAFI.pdf (consultado octubre de 2015).

INEGI. 2015. Información nacional, por entidad federativa y municipios. Instituto Nacional de Estadística y Geografía, México. http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/default.aspx?e=04 (consultado octubre de 2015).

Larousse, P. 1867. Grand dictionnaire universel du XIXe siècle. Tome III. Librairie Classique Larousse et Boyer. Paris, Francia. Pp. 230.

Lugo, J., J. F. Acevedes y R. Espinosa. 1992. Rasgos geomorfológicos mayores de la Península de Yucatán. Revista mexicana de ciencias geológicas 10: 143-150. http://www.rmcg.unam.mx/10-2/(6)Lugo.pdf (consultado octubre de 2015).

Martínez, M. 1959. Las plantas medicinales de México. 4a ed. Botas. México, D.F., México. Pp. 455.

Marzuca, D. I. 2004. Las relaciones entre México y Belice: su impacto en la economía del estado de Quintana Roo. Tesis de licenciatura. Universidad de las Américas Puebla. Puebla, México. 105 pp.

Niembro, A. 2002. *Haematoxylum campechianum* L. In: Vozzo, J. A. (ed.). Tropical tree seed manual. Part 2 Species Descriptions. USDA Forest Service. Washington, DC., USA. Pp. 497-499.

Pagès, S., A. Duval y H. Guicharnaud. 2004 . Study of Gustave Moreau´s black drawings: identification of the graphic materials by Raman microspectrometry and PIXE. Journal of Raman Spectroscopy 35: 628-632. DOI: http://dx.doi.org/10.1002/jrs.1215

Pearson, R. 1810. Thesaurus medicaminum: A selection of medical formulae, distributed into classes and accompanied by pharmaceutical and practical remarks. Baldwin and Murray. London, UK. Pp. 130.

Peng, T., J. R. Wu, L. J. Tong, M. Y. Li, F. Chen, Y. X. Leng, R. Qu, K. Han, Y. Su, Y. Chen, W. H. Duan, H. Xie y J. Ding. 2014. Identification of DW532 as a novel anti-tumor agent targeting both kinases and tubulin. Acta Pharmacologica Sinica 35: 916-928. DOI: http://dx.doi.org/10.1038/aps.2014.33

Peralta, I. D. 1992. Los herbarios su valor como colecciones activas. Multequina 1: 189-192.

Pérez, I. 2014. Tolerancia y capacidad de fitorremediación de árboles nativos tropicales a suelo contaminado con petróleo. Tesis de doctorado. El Colegio de la Frontera Sur. Villahermosa, Tabasco, México. 76 pp.

Pérez, J. E. y R. Duno. 2015. Los registros de herbario y el sesgo en las recolectas científicas. Desde el Herbario CICY 7: 49-51. http://www.cicy.mx/Documentos/CICY/Desde_Herbario/2015/2015-03-26-Sarabia_Duno.pdf (consultado octubre de 2015).

Plasencia, A. H. y G. Escalona. 2014. Caracterización del área de distribución geográfica potencial de las especies de aves psitácidas de la Península de Yucatán, México. Revista de Biología Tropical 62: 1509-1522.

Reyes, I. 2014. Una ojeada a la clasificación del suelo. Contactos 91: 30-40.

Rico, V. y J. G. García. 1991. The Maya and the vegetation of the Yucatan Peninsula. Journal of Ethnobiology 11: 135-142.

Ríos, C. A. y A. G. Navarro. 2009. Efectos del cambio de uso de suelo en la disponibilidad hipotética de hábitat para los psitácidos de México. Ornitología Neotropical 20: 491-509.

Roy, R. y B. L. Turner II. 2006. Reconciling agency and structure in empirical analysis: smallholder land use in the southern Yucatán, Mexico. Annals of the American Association of Geographers 96: 302-322. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1467-8306.2006.00479.x

Ruz, M. H. 1979. El añil en el Yucatán del siglo XVI. Estudios de cultura maya 12: 119.

Sahagún, F. B. 1981. Historia general de las cosas de Nueva España. Porrúa. México, D.F., México. Pp. 342.

Salazar, R. y C. Soihet. 2001. Nota Técnica sobre Manejo de Semillas Forestales no. 160. V.2. Serie Técnica. Manual Técnico (CATIE). Turrialba, Costa Rica. Pp. 119-120.

Schumacher, C. F. 1825. Medicinsk Plantelaere for studerende Laeger og Pharmaceutiker. Vol. 1. JH Schultz. Kjöbenhavn, Denmark. Pp. 595.

SEMARNAP, (INEGI) (eds.) y (UNAM) (comp.). 2000. Inventario Forestal Nacional 2000-2001. Escala 1: 250 000. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP), Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México, D.F., México.

SEMARNAT. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Diario Oficial de la Federación (DOF). (http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5173091&fecha=30/12/2010) (consultado julio de 2015).

Sloane, H. 1696. Catalogus plantarum quae in insula Jamaica. Londini. London, UK. 275 pp. DOI: http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.694

Smith, S. y B. Walford. 1693. Historia plantarum generalis. Londini. London, UK. Pp. 1804.

Stoffers, A. L. (ed.). 1973. Spermatophyta-Dicotyledoneae. Flora of the Netherlands Antilles. Vol. III. Utrecht, Netherlands. Pp. 1-60.

Vadillo, C. 1994. La región del palo de tinte: El partido del Carmen, Campeche, 1821-1857. Instituto de Cultura de Campeche. Campeche, México. 190 pp.

Vester, H. F. M., D. Lawrence, J. R. Eastman, B. L. Turner II, S. Calme, R. Dickson, C. Pozo y F. Sangerman. 2007. Land change in the Southern Yucatán and Calakmul Biosphere Reserve: effects on habitat and biodiversity. Ecological Applications 17: 989-1003. DOI: http://dx.doi.org/10.1890/05-1106

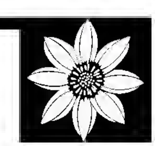
Vidal, R. 2005. Las regiones climáticas de México. Instituto de Geografía, Universidad Autónoma de México. México, D.F., México. 213 pp.

Villegas, P. y R. Torras. 2014. La extracción y exportación del palo de tinte a manos de colonos extranjeros. El caso de la B. Anizan y Cía. Secuencia 90: 77-93.

Wood, H. C. y J. P. Remington. 1918. The Dispensatory of the United States of America. 20th ed. Lippincott. Philadelphia, USA. 2010 pp.

Xacur, J. A. (ed.). 1998. Enciclopedia de Quintana Roo. T. 2. Chetumal, México. Pp. 359-360.

Zamora, L. F. 2010. Evaluación espacio-temporal del crecimiento de plántulas con potencial para la restauración de humedales. Tesis de maestría. El Colegio de la Frontera Sur. Villahermosa, Tabasco, México. 133 pp.



Apéndice

Ejemplares de *Haematoxylum calakmulense* y *Haematoxylum campechianum* consultados en los herbarios CICY, CIQR, ENCB, MEXU, UADY, UCAM y XAL.

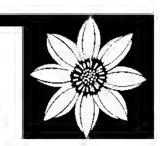
Haematoxylum calakmulense Cruz Durán & M. Sousa

Ejemplares revisados: MÉXICO. Campeche, municipio Calakmul, a 4.6 km al NO del El Civalito, 18.V.2002, *D. Álvarez y J. Calónico 1301* (MEXU); a 4 km al SE del ejido La Moza camino a San Antonio Soda, 19.II.2003, D. *Álvarez et al. 4024bis* (MEXU); a 0.7 km del poblado Puebla de Morelia, 20.II.2003, *D. Álvarez et al. 4095* (MEXU); a 1.85 km al N del poblado El Campanario, carretera a Xpujil - Justo Sierra, 7.III.2003, *D. Álvarez y C. Jiménez 4199* (MEXU); a 3 km al E del poblado Chinchonal carretera Xpujil - Escárcega, 8.III.2003, *D. Álvarez 4223* (MEXU); en Zoh Laguna, a 10 km al N de Xpujil, sobre el camino a Dzibalchén, 25.I.1996, *P. Álvaro 157* (MEXU); Jardín Botánico de Zoh-Laguna, a 10 km al N de Xpujil camino a Dzibalchén, 27.III.1996, *P. Álvaro 217* (CICY); a 14 km al O de Nuevo Becal, 16.I.1997, *P. Álvaro y F. Trejo 691* (MEXU); a 500 m al norte de Xpujil, rumbo a Zohlaguna, 23.III.1982, *E. Cabrera y H. de Cabrera 2154* (MEXU); 10 km al S. de Conhuas, sobre la brecha al centro ceremonial de Calakmul, carretera Escárcega - Chetumal, 27.III.1988, *E. Cabrera y H. de Cabrera 15997* (MEXU); 50 km de Xpujil hacia la frontera con Guatemala, 5.II.1982, *C. Chan 1304* (CICY); 17.4 km sobre el camino a Calakmul, partiendo de la carretera Conhúas - Xpujil, 13.III.1996, *J. C. Trejo et al. 588* (MEXU); 2.9 km al NE de Pioneros del Río, 17.II.2002, *J. Calónico et al. 21548* (MEXU); 10.6 km al NE de Conhuas, 20.II.2002, *J. Calónico et al. 21754* (MEXU); ejido Dos Lagunas, parcela 1, 20.VIII.2006, *M. A. Islas 2113* (CICY); km 29 al S de la entrada a Calakmul (caseta de vigilancia), 25.XI.1997, *E. Madrid et al. 552* (MEXU); 500 m al N del poblado 11 de mayo, 17.VII.1998, *E. Madrid. y M. Arandia 1000* (MEXU); km 29 al S de la caseta de entrada a Calakmul, 24.XI.1997, *E. Martínez et al. 29878* (CICY); a 3.5 km al SE de Nueva Vida, 8.III.1998, *E. Martínez et al. 30265* (MEXU); a 6 km al N de Narciso Mendoza, camino a El Manantial, 4.IV.1998, *E. Martínez et al. 30512* (MEXU); Torre, 35 km al N de la Zona Arqueológica, 11.III.2000, *D. Méndez y C. Brown 164* (UCAM); 3 km al noroeste de Dos Lagunas, Reserva de la Biósfera de Calakmul, 17.III.1991, *J. Tun et al. 146* (UADY); Nueva Vida a Nuevo Becal Carretera a Xpujil, 13.III.1990, *E. Ucán et al. 5919* (UADY). Municipio Campeche, predio ganadero, aledaño al camino de terracería que va del ej. Kikab a Nayarit de Castellot, km 2, 20.XII.1996, *J. Palmillas 565* (MEXU). Municipio Hopelchén, rumbo a la aguada Pucteil, 31.III.2005, *G. G. Cabrera 480* (UCAM); rumbo a la aguada Xpayche´ 3km de Xmaben, 31.III.2005, *G. G. Cabrera 489* (UCAM). Quintana Roo, municipio José María Morelos, a 4.15 km al E del poblado Plan de la Noria, 16.III.2004, *D. Álvarez y A. Ramírez 8200* (MEXU); a 4.13 km al E del ejido San Isidro Poniente, 17.III.2004, *D. Álvarez y A. Ramírez 8273* (MEXU); a 4.20 km al NW de San Isidro Poniente, camino a Sabana San Francisco, 17.III.2004, *D. Álvarez y A. Ramírez 8309 bis* (MEXU). Municipio Othón P. Blanco, Tintales de La Pantera, 3-5 km al W de Nueva Jerusalén, 4.II.1998, *G. Carnevali et al. 4971* (CICY). Yucatán, municipio Sotuta, al oriente de Tixcacultuyub - Sotuta, 2.II.1980, *E. Ucán 245* (XAL). Municipio Valladolid, San Miguel parte Oriente-Norte de la carretera a 100 m de la mesura, 18.IV.1983, *E. Ucán 2401* (MEXU). Municipio Yaxcaba, Tixcacaltuyub, 2.II.1980, *C. Vargas 15* (XAL).

Haematoxylum campechianum L.

Ejemplares revisados: MÉXICO. Campeche, municipio Calakmul, a 14 km al E de Xpujil, carretera Xpujil - Chetumal, 31.I.2003, *D. Álvarez 3507 bis* (MEXU); a 0.7 km al W del poblado Puebla de Morelia, 20.II.2003, *D. Álvarez et al. 4094* (MEXU); a 0.7 km al W del poblado Flores Magón, 17.II.2003, *D. Álvarez y C. Jiménez 4325* (MEXU); Conhuas, 8 km, SE, camino al Centro Ceremonial de Calakmul, km 99 del camino Escárcega - Chetumal, 18.III.1983, *E. Cabrera et al. 4485* (XAL); 10 km al S de Conhuas, sobre la brecha al centro ceremonial de Calakmul, carretera Escárcega - Chetumal, 27.III.1988,

E. Cabrera y H. de Cabrera 15999 (ECOSUR); Conhuas, 17 km, Calakmul, 2.VII.1995, *C. Gutiérrez 4313* (XAL); Calakmul, aguada principal (ruinas), 23.II.1994, *J. M. Kantún 271* (UCAM); Reserva Calakmul (costado pista aterrizaje), 24.II.1994, *J. M. Kantún 280* (UCAM); km 3 al S de Xcan-ha, camino a Xpujil, 23.IV.1998, *E. Madrid et al. 740* (MEXU); Jardín Botánico de Zoh-Laguna, 5.V.1997, *E. Martínez et al. 27088* (MEXU); a 9 km al E de dos Naciones, 2.IV.1998, *E. Martínez et al. 30474* (MEXU); a 5 km al NE de Bel-ha, 9.IV.1998, *E. Martínez et al. 30582* (MEXU); a 200 m al E del rancho Las Delicias, camino Xpuhil - La Moza, 27.IV.1998, *E. Martínez et al. 30718* (MEXU); a 9 km al S de Conhuas, camino a Calakmul, 3.III.2002, *E. Martínez et al. 35247* (MEXU); camino a Calakmul antes de llegar al km 12, 12.III.1995, *P. Zamora y J. A. Hernández 4337* (MEXU). Municipio Calkiní, Tankuché, 10 km al W, sobre el camino a Punta Arena, 1.XII.1988, *E. Cabrera y H. de Cabrera 15299* (CICY); 7 km al W del ejido Tankuché, 27.XI.1985, *R. Durán y C. Chan 1450* (CICY); en la entrada al Remate, dirigiéndose a los Petenes, 24.II.1983, *J. S. Flores 9704* (CICY); entrada a los Petenes, 24.II.1983, *J. S. Flores 9705* (CICY); Tankuché, 8 km, NW, 16.IV.1981, *R. Grether y H. Quero 1535* (CICY); Tankuché camino a El Remate, 6.II.1981, *M. Narváez y V. Rico 248* (CICY); 11 km al W de Tankuché hacia Isla Arena, al sur de la carretera, 28.XI.1993, *F. Tun et al. 129* (CICY); 2 km antes del Remate de Tancuché, 25.II.1986, *E. Ucan y R. Durán 4471* (ENCB). Municipio Campeche, rancho Los Tres Hermanos, km 20 en la carretera Campeche a Mérida, 18.III.1983, *J. S. Flores 9772* (CICY); avenida Panorámica al S del fuerte San Miguel, 8.III.1998, *C. Gutiérrez 5716* (CICY); 2 m al norte de Chiná, 17.II.1999, *C. Gutiérrez 6290* (UCAM); 2 km al noroeste de Chiná, 2.II.2006, *C. Gutiérrez 9042* (UCAM); km 16 al S de Campeche, carretera Campeche a Champotón, 3.VIII.1993, *F. May et al. 874* (CICY); Chiná, alrededor, 10 km, SE de Campeche, 1.XI.1980, *A. Novelo y C. Zetina 691* (XAL); San Antonio Ebulá, Campeche, 15.III.2003, *C. Pavón 516* (MEXU); Reserva de Hampolol, 21.III.1998, *R. V. Quero 27* (UCAM); km 11 carretera Campeche - Mérida, 21.IV.1992, *P. Simá y G. Campos 1356* (CICY); Estación de Biología de Hampolol, 4.III.1998, *P. Zamora y D. Méndez 6205* (XAL). Municipio Candelaria, Luinal, 23.II.2004, *C. M. Castro 20* (UCAM); Miguel Hidalgo delante de Candelaria, 26.III.1996, *C. Gutiérrez 2114* (UADY); Miguel Hidalgo delante de Candelaria, 26.III.1996, *C. Gutiérrez 5098* (UCAM); Río Candelaria a 8 km al oeste del poblado Candelaria, rumbo a la frontera con Guatemala, 26.VII.1979, *A. Lot y A. Novelo 871* (ENCB). Municipio Carmen, Colonia Nueva Coahuila, 15.I.1982, *C. Chan 1128* (XAL); entrada a Ciudad del Carmen, 28.III.1983. *C. Chan 1975* (CICY); Punta Zacatal a Puerto Rico, 23.III.1985, *C. Chan 4976* (CICY); Los canales, la cañadita, 28.II.1988, *D. Ocaña 190* (MEXU); Río Marentes, 8.I.1989, *D. Ocaña y C. Coronado 321* (MEXU); rancho La Lucha, ejido El Naranjo, 17.II.1983, *J. J. Ortiz s.n.* (CICY). Municipio Champotón, 6 km al N de Champotón, sobre la carretera Campeche a Ciudad del Carmen, 25.I.1986, *E. Cabrera y H. de Cabrera 10894* (CICY); Champotón, 1 km, N, Ciudad del Carmen - Campeche, 26.III.1988, *E. Cabrera y H. de Cabrera 15864* (XAL); Yohaltún, aproximadamente a 6 km al N, 19.II.1981, *C. Chan 213* (CICY); Camino entre San Antonio Yacasay y Pustunich, 13.II.1985, *C. Chan 4648* (CICY); carretera Escárcega - Champotón, km 46, 29.IX.1984, *J. S. Flores 10150* (CICY); Valle de Yohaltún, 16.II.2010, *C. Gutiérrez 10086* (UCAM); Champotón, 20 km al SW, camino Champotón - Ciudad del Carmen, 9.II.1983, *E. Martínez et al. 3072* (CICY); poblado Vicente Guerrero, 9.II.2000, *D. Méndez y E. Ramírez 152* (UCAM); terreno rústico, margen derecho, a 1 km del poblado Seybaplaya, carretera Seybaplaya - Campeche, 10.V.1996, *J. Palmillas 475* (MEXU). Municipio Escárcega, desviación carretera Escárcega a Villahermosa rumbo a Pital, 29.I.1986, *C. Chan 6095* (CICY); campo experimental El Tormento, 10.VII.1965, *A. May 823* (ENCB). Municipio Hecelchakán, camino entre Isla Jaina y Pomuch, 18.I.1985, *C. Chan 4441* (CICY); carretera Zotzil - Isla Jaina, 14.III.1992, *J. J. Ortíz 1895* (UADY); Petenes de Pomuch, 24.I.1985, *E. Ucan & M. C. Herrera 3676* (CICY). Municipio Hopelchén, a 2.53 km al SE del poblado Chanchén camino a



Chen, 30.III.2004, *D. Álvarez 8555* (MEXU); a 2.34 km al E del poblado Chun hek (laguna), 31.III.2004, *D. Álvarez 8579* (MEXU); a 3.36 km al E de Xcan ha, 2.IV.2004, *D. Álvarez y A. Ramírez 8711* (MEXU); a 2.2 km al ENE de Chun-Ek, 26.VIII.2005, *D. Álvarez et al. 11627 bis* (MEXU); Jardín botánico de Zoh-Laguna, sobre el camino a Dzibalchén, 26.III.1996, *P. Álvaro 207* (CICY); a 5 km al N de Zoh-Laguna, camino a Dzibalchen, 1.IV.1996, *P. Álvaro y E. Martínez 297* (MEXU); 6.5 km al E del poblado de Xmaben rumbo al rancho Xnoh ha, 5.IV.2004, *G. G. Cabrera 243* (UCAM); Aguada Xcahi, 11.III.2005, *G. G. Cabrera 459* (UCAM); a 6 km del ejido Xmabén, en dirección al sur, Sabana Xpujil, 20.IX.2009, *R. Serrano 171* (UADY); Xpujil rumbo a Zoh-Laguna, 29.I.1985, *E. Ucan 3683* (CICY). Municipio Palizada, carretera Escárcega a Villahermosa, km 30 de la desviación rumbo a Palizada, 25.II.1985, *C. Chan 4683* (ECOSUR); camino entre palizada a Jonuta, 26.II.1985, *C. Chan 4723* (ECOSUR); Rancho Ixtoc, carretera a Palizada, 30.I.1985, *J. S. Flores 10430* (CICY); Río Palizada, 7.I.1989, *D. Ocaña y C. Coronado 307* (MEXU). Municipio Tenabo, Tenabo, 27.II.1999, *J. García 82* (UADY); 13 km entre Tenabo y Bakú, 28.I.1998, *C. Gutiérrez 5639* (UCAM); Xolbicán, 16.III.1999, *C. Gutiérrez y J. Balam 6397* (UCAM); entrada del camino que va a Chenvega, 14.III.1998, *P. Zamora y D. Méndez 6174* (UCAM). Quintana Roo, municipio Benito Juárez, carretera Cancún - Valladolid, 3 km antes de llegar al ejido Vicente Guerrero, 3.III.1985, *J. S. Flores 10505* (CICY); 1.5 km de la desviación a Central Vallarta, 11.IV.1985, *L. Pérez 16* (ECOSUR); Puerto Morelos, 5.IV.1984, *H. Uitzil et al. 22* (MEXU). Municipio Felipe Carrillo Puerto, en la orilla de Noj Laguna a 6.5 km al noroeste del poblado del Señor, ejido X-Maben, 23. II.2004, *S. Dalle 359* (UADY); 2 km al W de Vigía Chico, 3.I.1984, *R. Durán e I. Olmsted 703* (CICY). Municipio Lázaro Cárdenas, El Eden Reserve, c. 30 mi. NW of Cancun Field Station La Sabana near center of Reserve, 27.III.1996, *B. Pitzer y E. Misquez 2528* (UADY). Municipio Othón P. Blanco, Ucum, 25 km al W de Chetumal, 19.III.1983, *E. Cabrera et al. 4497* (CICY); 8 km al W de la carretera Carrillo Puerto - Chetumal, desviación a Villahermosa, 6.VI.1985, *E. Estrada 245* (CICY); laguna San Antonio, 6 km, camino Bacalar - Pedro Santos, 23.X.1976, *A. Novelo 292* (XAL). Municipio Solidaridad, en el Tintal, parque arqueológico natural, 21.VIII.1976, *R. M. López et al. 970* (CICY). Yucatán, municipio Celestún, 3 km al sur del desvío hacia Chunchumil desde la carretera Mérida - Celestún, 22.I.1998, *G. Carnevali et al. 4902* (ECOSUR); 15 km E of Celestún, 7.I.1983, *S. Darwin 2444* (CICY); 6 km al E de Celestún, 9.III.1995, *R. Durán 2507* (CICY). Municipio Chemax, Punta Laguna, 12.5 km al N de Cobá, 1.I.2004, *R. Duno et al. 1903* (CICY). Municipio Halachó, carretera Halachó - Sihó, 4 km desde Halachó, 2.II.2001, *G. Carnevali et al. 6329* (CICY). Municipio Hunucmá, Hunucmá, 11 km, NW, Sisal, 28.I.2006, *R. Durán et al. 3885* (XAL); Hunucmá, 12 km NW, Sisal, 28.I.2006, *R. Durán et al. 3893* (XAL); Sisal, 9 km al S, 8.II.1984, *V. Franco 80* (CICY); 9 km al NW de Hunucmá, 12.III.1992, *M. Mendéz y P. Simá 983* (UCAM); Reserva El Palmar, 29.III.2007, *M. I. Peraza y R. González s.n.* (UADY); 12 km al SE de Sisal, 7.II.2000, *E. Reyes 822* (MEXU); 17 km al NW de Hunucmá, 28.I.1987, *L. F. Santos 73* (MEXU). Municipio Kinchil, 2 km camino a Chunchucmil, carretera Kinchil a Celestún, 6.V.1993, *R. Durán 1695* (CICY); 1 km al E de la desviación a Chunchucmil, carretera Celestún - Kinchil, 30. III.1996, *P. Simá y R. Durán 2061* (CICY). Municipio Maxcanú, Chunchucmil, 18.III.1987, *D. Cabrera et al. 3* (CICY); Chunchucmil, rancho San Simón, 16.I.1986, *E. Ucan y S. Avendaño 4917* (CICY). Municipio Mérida, carretera Mérida - Sierra Papacal - Chuburná Puerto, 10 km pasando Sierra Papaca, 10 km antes de Chuburná Puerto, 4.VI.2008, *V. Canché et al. 13* (XAL). Municipio Oxkutzcab, San Anselmo, 9.IX.1999, *G. F. Gaumer 1903* (CICY). Municipio Panabá, Panabá, camino a San Felipe, 14. III.1985, *C. Chan 4867* (CICY). Municipio Progreso, 4 km antes de llegar a Progreso, 7.III.1983, *J. S. Flores 9712* (CICY); carretera a Chuburná, 2.II.1984, *J. S. Flores 10112* (CICY); Progreso, 4 km S, 28.XI.1984, *A. Gentry y E. Zardini 48887* (XAL); carretera Chicxulub Puerto a Chicxulub Pueblo, 3.II.1983, *M. Narváez 951* (CICY); entre Progreso y Chicxulub, a un costado del cenote

"Chen", 3.II.1983, *A. Puch 1120* (CICY). Municipio San Felipe, 4 km al E del entronque de San Felipe, rumbo a Río Lagartos, 2.II.1993, *R. Durán et al. 1523* (CICY); 7.2 km al W de Río Lagartos hacia San Felipe, 2.IV.1986, *E. Estrada et al. 398* (CICY); km 92 carretera a Río Lagartos, 3.III.1985, *J. S. Flores 10477* (CICY); km 2 de la carretera a San Felipe, 21.I.1983, *J. Leal e I. Espejel 136* (CICY); km 4 del crucero rumbo a San Felipe, 1.IV.1981, *E. Ucan 795* (CICY). Municipio Río Lagartos, 2 km al NE del crucero San Felipe - Las Coloradas sobre el camino a Río Lagartos, 20.XII.1985, *E. Cabrera y H. de Cabrera 10077* (CICY); 2 km antes de llegar a Río Lagartos, 24.III.1984, *J. S. Flores 10126* (CICY). Municipio Tekax, San Juan Tekax camino a Iturbide, 17.XI.1992, *P. Simá et al. 1550* (CICY); carretera Ayin, 10.VII.2008, *F. Zapata y N. Ugalde s.n.* (UADY). Municipio Tizimín, colonia Yucatán, 10 km al N, 24.I.1993, *M. Méndez y R. Durán 746* (CICY); a 8 km al E del crucero de Río Lagartos, 13.I.2007, *W. Torres et al.92* (CICY). Municipio Tzucacab, Hobonil, 5.II.1996, *V. M. Navarro 84* (UADY). Municipio Valladolid, Xuilub, 15.VIII.1988, *E. Rojas 12* (CICY).

Acta Botanica Mexicana 119: 69-78 Abril **2017**

Artículo de investigación

Tricomas foliares en *Senecio* sección *Mulgediifolii* (Senecioneae, Asteraceae)

Leaf trichomes in *Senecio* section *Mulgediifolii* (Senecioneae, Asteraceae)

Alicia Rojas-Leal[1], José Luis Villaseñor[1], Teresa Terrazas[1,2]

1 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Departamento de Botánica, Apdo. postal 70-233, 04510 Cd. Mx., México.
2 Autor para la correspondencia: tterrazas@ib.unam.mx

Citar como:
Rojas-Leal, A., J. L. Villaseñor y T. Terrazas. 2017. Tricomas foliares en *Senecio* sección *Mulgediifolii* (Senecioneae, Asteraceae). Acta Botanica Mexicana 119: X-X. DOI:

Recibido: 5 de agosto de 2016.
Revisado: 13 de septiembre de 2016.
Aceptado: 11 de noviembre de 2016.

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: Se realizó un estudio del complemento de tricomas en las hojas de *Senecio* sección *Mulgediifolii* utilizando microscopía de luz y microscopía electrónica de barrido, con el propósito de determinar caracteres que faciliten la identificación de sus especies.
Métodos: Se estudió el tercio medio de la lámina de hojas recolectadas en campo o tomadas de ejemplares de herbario. El material proveniente de herbario se hidrató en agua hirviendo y se aclaró con hidrato de cloral por varios días; el material recolectado en campo se fijó con FAA y posteriormente se conservó en alcohol etílico a 70%. Con ambos tipos de materiales se hicieron cortes transversales a mano alzada y se montaron en gelatina glicerinada. El material observado en el microscopio electrónico de barrido fue deshidratado, se llevó a punto crítico y se cubrió con polvo de oro.
Resultados clave: Todas las especies de la sección presentan tricomas multicelulares uniseriados, los cuales pueden ser glandulares o no glandulares. Se identificaron seis tipos básicos de tricomas y dos subtipos, los cuales variaron de acuerdo con su posición en la lámina, con diferencias tanto en ornamentación como en depósitos de cera. Dos tipos de tricomas y una variante fueron distintivos de algunas especies; por ejemplo, la variante $2a_1$ es característica de *Senecio jacalensis* y está presente en ambas superficies foliares, el tricoma 3d se encuentra solamente en la vena media de la superficie abaxial de *S. polypodioides* y el tricoma 4a solamente se localiza en el margen foliar de *S. roseus*.
Conclusiones: La combinación de caracteres, como los tipos de tricomas, su ornamentación y la presencia de cera, pueden ser útiles para diferenciar las especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

Palabras clave: complemento de tricomas, depósito de cera, indumento, ornamentación foliar.

Abstract:

Background and Aims: A study of trichome complements in *Senecio* section *Mulgediifolii* using light and scanning electron microscopy was carried out, with the aim of distinguishing characters that contribute to identify their species.
Methods: The middle section of the leaf lamina was collected in the field or taken from herbarium specimens. The material from herbaria was hydrated with boiling water and cleared with chloral hydrate for several days; field collected material was fixed in FAA and later preserved in 70% ethanol. Transversal sections of leaves were mounted in glycerin-jelly. For scanning electron microscopy, leaf sections were dehydrated, critical point dried and covered with a gold lamina.
Key results: All species contain multicellular uniseriate trichomes which may be glandular or non-glandular. Six basic types of trichomes and two subtypes were identified, which varied according to their position on the leaf; in addition, they show differences in ornamentation and wax deposition. Two types of trichomes and a variant were distinctive of some species; for example, variant $2a_1$ is characteristic of *Senecio jacalensis* and occurs in both leaf surfaces, in *S. polypodioides* type 3d trichomes are present only along the midrib on the abaxial surface, and type 4a trichomes are located only on the leaf margins of *S. roseus*.
Conclusions: The combination of characters like trichome type, ornamentation and wax deposition may be useful for recognizing the species of *Senecio* section *Mulgediifolii*.

Key words: indument, leaf ornamentation, trichome complement, wax deposits.

Introducción

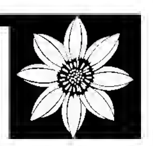
La tribu Senecioneae es cosmopolita y la más diversa de la familia Asteraceae, con cerca de 150 géneros y 3000 especies; aproximadamente un tercio de éstas pertenecen al género *Senecio* L., que comprende cerca de 1250 (Pelser et al., 2007). México es un país rico en especies del género, con un alto número de endemismos, representado por 74 especies, dos de ellas introducidas y naturalizadas (Barkley, 1985; Villaseñor et al., 2005). *Senecio* sección *Mulgediifolii* Greenm. es un ejemplo de un grupo de especies endémicas en México, constituida por 15 especies (Villaseñor, 1991), las cuales se distribuyen desde el centro de México hasta Guatemala. Las especies de la sección se encuentran principalmente en regiones montañosas, en un intervalo altitudinal que varía desde los 1300 a los 4300 m. Se caracterizan por ser hierbas perennes, rizomatosas, con cabezuelas discoides, es decir, con flores radiadas ausentes, variando en tamaño desde los 20 cm a más de 2 m de altura en la madurez; presentan hojas basales, dispuestas en una roseta, las superiores alternas y disminuyendo gradualmente en tamaño, con tricomas al menos en alguna etapa de su desarrollo (Villaseñor, 1991).

Los tricomas en las plantas con flores son importantes en estudios sistemáticos, debido a su presencia casi universal, a su fácil observación, a los patrones de variación que forman y que con frecuencia se correlacionan con otras características morfológicas (Carlquist, 1961; Faust y Jones, 1973; Payne, 1978; Theobald et al., 1979; Pope, 1982; Adedeji y Jewoola, 2008; Krak y Mráz, 2008; Hayat et al., 2009). Carlquist (1961) señaló la importancia de los tricomas para la delimitación de diferentes taxones; posteriormente, otros autores han discutido la relevancia de los tricomas y el indumento que forman en Asteraceae, como fuente de apoyo para estudios sistemáticos (Faust y Jones, 1973; Pope, 1982; Adedeji y Jewoola, 2008; Krak y Mráz, 2008; De Andrade et al., 2014; Redonda-Martínez et al., 2016). En muchos casos se ha encontrado que los tricomas son distintivos a nivel tribal, por ejemplo, en Eupatorieae, Moquinieae y Vernonieae (Funk et al., 2009). También se han empleado para diferenciar especies en diferentes géneros (Freire et al., 2007; Hayat et al., 2009; Szymura y Wolski, 2011; Redonda-Martínez et al., 2012; De Andrade et al., 2014).

Jeffrey (1987) señaló la necesidad de generar bases de datos morfológicos comparables en la tribu Senecioneae. Este autor presentó una lista de caracteres para estandarizar la descripción de las características morfológicas y anatómicas que han probado su utilidad en estudios sistemáticos en los diferentes grupos de Senecioneae. Su propuesta incluye un conjunto de descripciones para los tipos de tricomas que se encuentran en la tribu. En este trabajo se presenta un análisis de los tricomas encontrados en las hojas de las especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii* (Senecioneae), siguiendo la propuesta de Jeffrey (1987), con el objetivo de contribuir a la sistemática del grupo a través de la identificación de caracteres foliares que ayuden a diferenciar sus especies.

Materiales y métodos

Para el presente trabajo se utilizó tanto material fresco como herborizado, este último obtenido de especímenes resguardados en el Herbario Nacional de México (MEXU) del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Se analizaron las hojas basales de la roseta, empleándose únicamente el tercio medio de la hoja. La mayoría de los miembros de la sección fueron estudiados (Cuadro 1), excepto *Senecio rhyacophilus* Greenm., especie rara y endémica de Guatemala. Los especímenes recolectados en el campo se fijaron en formaldehído-alcohol etílico-ácido acético (FAA) y preservados en alcohol etílico (70%). Sin embargo, de ellos no se hicieron ejemplares de respaldo y únicamente fueron identificados en el campo por uno de los autores (JLV). Los especímenes de herbario fueron rehidratados en agua hirviendo y posteriormente colocados en una solución sobresaturada de hidrato de cloral (Locquin y Langeron, 1985). Se realizaron cortes transversales a mano alzada y se montaron en gelatina glicerinada. Las observaciones y fotomicrografías se hicieron en un microscopio Axioscop (Carl Zeiss, Göttingen, Alemania). Al comparar el material recién colectado y procedente de herbario no se observaron diferencias.



Cuadro 1: Especies de *Senecio* L. sección *Mulgediifolii* Greenm. y ejemplares de respaldo utilizados en este estudio y depositados en MEXU.

Especies	Muestras analizadas	Estado
S. bracteatus Klatt	*J. I. Calzada 21328*	Oaxaca
S. callosus Sch. Bip.	*J. L. Villaseñor 1345*	Michoacán
S. conzattii Greenm.	*J. L. Villaseñor 1404*	Oaxaca
S. deformis Klatt	*J. L. Villaseñor 1269*	Estado de México
S. doratophyllus Benth.	*J. L. Villaseñor 1097*	Chiapas
S. godmanii Hemsl.	*J. L. Villaseñor 1215*	Chiapas
S. helodes Benth.	*J. L. Villaseñor 1265*	Michoacán
S. iodanthus Greenm.	*J. L. Villaseñor 1270*	Estado de México
S. jacalensis Greenm.	*J. L. Villaseñor 1223*	Estado de México
S. mulgediifolius S. Schauer	*J. L. Villaseñor 1358*	Estado de México
S. orizabensis Sch. Bip. ex Hemsl.	*J. L. Villaseñor 1213*	Estado de México
S. polypodioides (Greene) T. Durand & B.D. Jacks.	*J. I. Calzada 22422*	Oaxaca
S. roseus Sch. Bip.	*J. L. Villaseñor 1249*	Veracruz
S. runcinatus Less.	*J. L. Villaseñor 1405*	Veracruz

Las observaciones usando el microscopio electrónico de barrido (MEB) se realizaron con especímenes deshidratados en una serie gradual de alcoholes, llevados al punto crítico, cubiertos con una película de oro en una ionizadora modelo 550 Emitech (Ashford, Kent, Inglaterra) a 15 mA durante un minuto. Las observaciones fueron hechas en un MEB Hitachi S-2460 N (Hitachi, Tokio, Japón) a 10 KV. Se identificaron los tipos de tricomas de acuerdo con la propuesta de Jeffrey (1987), complementada con términos propuestos por Koch et al. (2009) para la ornamentación y Barthlott et al. (1998) para las ceras.

Resultados

Las especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii* presentan tanto tricomas glandulares como no glandulares; ambos tipos de tricomas son multicelulares, uniseriados y están presentes en ambas superficies foliares, aunque son más abundantes en la superficie abaxial (Cuadro 2). Se identificaron seis tipos básicos de tricomas (cuatro glandulares y dos no glandulares) y dos subtipos, estos últimos definidos por la variación en la forma y tamaño de sus células apicales. Las diferencias observadas entre los tipos de tricomas están relacionadas con el número de células de la base y su ornamentación, la forma de las células apicales y la posición que guardan sobre la lámina (de la vena media al margen; Cuadro 2).

A continuación se describen cada uno de los tipos de tricomas encontrados, con base en la nomenclatura propuesta por Jeffrey (1987).

Tricomas no glandulares

Subtipo 2a$_1$: Tricoma multicelular, base simple, uniseriado, de células cortas, no cónico hacia el ápice, 1-2 células superiores de mayor longitud, célula apical redondeada, no ornamentado; cera en forma de costras (Figs. 1A, J).

Tipo 2f: Tricoma multicelular, base simple, uniseriado, cónico hacia el ápice, finalizando con 2-3 células que presentan progresivamente mayor longitud que las subyacentes, entre las 2-3 células superiores las paredes celulares son horizontales, ornamentación en forma de papilas (Fig. 1L); sin cera (Fig. 1D).

Tipo 2g: Tricoma multicelular, base simple, uniseriado, cónico hacia el ápice, finalizando en una célula subulada, hacia la superficie adaxial sin ornamentación y en la superficie abaxial en forma de papilas; cera en forma de costras o ausente (Fig. 1E).

Tipo 2h: Tricoma multicelular, base simple, uniseriado, gradualmente cónico hacia el ápice, finalizando en 1-2(-3) células más largas que anchas, las más apicales con paredes celulares oblicuas y punteaduras distintivas (Fig. 2B), ornamentación en forma de papilas, papiloso-estriado (esto es, papilas que se orientan una sobre otra dando la apariencia de estrías; Fig. 1L), o bien, ausente; cera, cuando presente, en forma de costras (Figs. 1F, G).

Tipo 3d: Tricoma multicelular, base multiseriada, con 2-3(-4) pequeñas células, uniseriado, gradualmente cónico hacia el ápice, finalizando en un apéndice unicelular unido transversalmente, agudo en el ápice, ornamentado con papilas convexas; sin cera (Fig. 1H).

Cuadro 2: Ubicación de los tipos de tricomas sobre la superficie adaxial y abaxial de las hojas de *Senecio* L. sección *Mulgediifolii* Greenm. (MV=vena media; LA=lámina, sin incluir la vena media; MA=márgenes; U=no determinado; A=ausente). La ornamentación es indicada entre paréntesis (A=ausente; P=papilas; S=estrías). *Comparten la misma ornamentación en los diferentes tipos de tricomas

	Tipos de tricomas					
	Superficie adaxial			Superficie abaxial		
	MV	LA	MA	MV	LA	MA
S. bracteatus Klatt	2g (A)	2g (A)	2g (A)	2b (P), 2h (P)	2g (P), 2h (P)	2b (P), 2g (P)
S. callosus Sch. Bip.	2g (A)	2g (A)	2g (A)	2g (P)	2g (P)	2b (P,S)
S. conzattii Greenm.	2g (A), 2h (A)	2g (A)	2g (A)	2b (P,S), 2g (A), 2h (A)	2g (A), 2h (A)	2b (P,S)
S. deformis Klatt	U (P)	U (P)	A	2b (P,S), 2g (P)	2g (P)	A
S. doratophyllus Benth.	A	2g (A)	A	A	2g (P)	$2b_1$ (B)
S. godmanii Hemsl.	2g (A)	2g (A)	2g (A)	2g (A)	2g (A)	2g (A), $2b_1$ (A)
S. helodes Benth.	2g (A)	2g (A)	$2b_1$ (P)	2g (P)	2b (P), 2g (P)	2b (P,S)
S. iodanthus Greenm.	U (A)	U (A)	U (A)	$2b_1$ (P), 2g (P)	2g (P)	2b (P)
S. jacalensis Greenm.	$2a_1$ (A)	$2a_1$ (A)	2b (A)	$2a_1$ (A), 2b (A)	$2a_1$ (A)	2b (A)
S. mulgediifolius S. Schauer	2g (A)	2g (A)	A	$2b_1$ (P,S), 2f (P), 2g (P)	2f (P), 2g (P)	2b (P,S)
S. orizabensis Sch. Bip. ex Hemsl.	2g (P)	2g (P)	A	2b (P)	2g (P)	2b (P), 2g (P)
S. polypodioides (Greene) T. Durand & B.D. Jacks.	2b (P), 2g (A)	2g (A)	2g (A)	2g (P), 3d (P)	2g (P)	2g (S)
S. roseus Sch. Bip.	2g (A)	2g (A)	2g (A)	2h (P,S)	2b, 2f, 2g, 2h (P,S)*	2b, 2g, 4a (P,S)*
S. runcinatus Less.	U (A)	U (A)	$2b_1$ (P,S)	2g (P,S)	2f, 2g (P,S)*	2b (P,S)

Tricomas glandulares

Tipo 2b: Tricoma multicelular, base simple, uniseriado, con células uniformes, cortas, cónico hacia el ápice, célula apical redondeada, ornamentado con papilas o ausentes; sin cera (Fig. 1B).

Subtipo $2b_1$: Tricoma multicelular, base simple, uniseriado, con células uniformes y cortas, gradualmente cónico hacia el ápice, con 2-3 células terminales más anchas que las subyacentes, célula apical redondeada, ornamentación papiloso-estriado (Fig. 2A); sin cera (Fig. 1C).

Tipo 4a: Tricoma multicelular, base simple, uniseriado, con células uniformes, cortas, cónico hacia el ápice, con dos células apicales redondeadas, ornamentado en forma de estrías; cera en forma de costras (Fig. 1I).

Los tricomas de los tipos 2f, 2g y 2h generalmente están compuestos de 5 a 7 células; los tricomas del tipo 2b, que principalmente se encuentran en el margen, llegan a tener hasta 11 células. Los tricomas 3d son más largos y pueden consistir en hasta 25 células. En la superficie abaxial, una o dos células superiores de los tricomas 2f, 2g y 2h son elongadas y sinuosas y por esta razón forman un tomento enmarañado, como en *S. bracteatus* Klatt, *S. conzattii* Greenm., *S. orizabensis* Sch. Bip. ex Hemsl. y *S. roseus* Sch. Bip.

Los tricomas del tipo 2b y su variante $2b_1$ fueron considerados como glandulares debido a que presentan contenidos celulares oscuros. Ambos tipos difieren de los tricomas glandulares discutidos por Jeffrey (1987), los cuales presentan dos o más células apicales, mientras

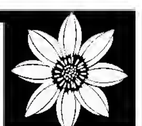


Figura 1: Tricomas en *Senecio* L. sección *Mulgediifolii* Greenm. A. Subtipo 2a$_1$, sin ornamentación y cera ausente, *S. jacalensis* Greenm., superficie adaxial. B. Tipo 2b, *S. conzatti* Greenm. margen. C. Subtipo 2b$_1$, papilas y estrías, *S. runcinatus* Less., margen. D. Tipo 2f, *S. mulgediifolius* S. Schauer, superficie abaxial. E. Tipo 2g, *S. mulgediifolius* S. Schauer, superficie abaxial. F. Tipo 2h, *S. bracteatus* Klatt. G. Tipo 2h, punteaduras como placa de perforación (flecha), *S. bracteatus* Klatt. H. Tipo 3d, *S. polypodioides* (Greene) T. Durand & B.D. Jacks., superficie abaxial. I. Tipo 4a, *S. roseus* Sch. Bip., margen. J. Cera en costras (flecha), *S. madrensis* A. Gray, superficie abaxial. K. Pliegues en campo anticlinal y papilas en célula epidérmica (flecha), tricoma con papilas convexas, *S. iodantus* Greenm., superficie abaxial. L. Pliegues en campo anticlinal y papilas en célula epidérmica, con las papilas dispuestas como estrías, *S. runcinatus* Less., superficie abaxial. Escalas: A: 50 µm; C: 100 µm; B, D, F, G: 10 µm; E: 30 µm; H: 200 µm; I-L: 40 µm.

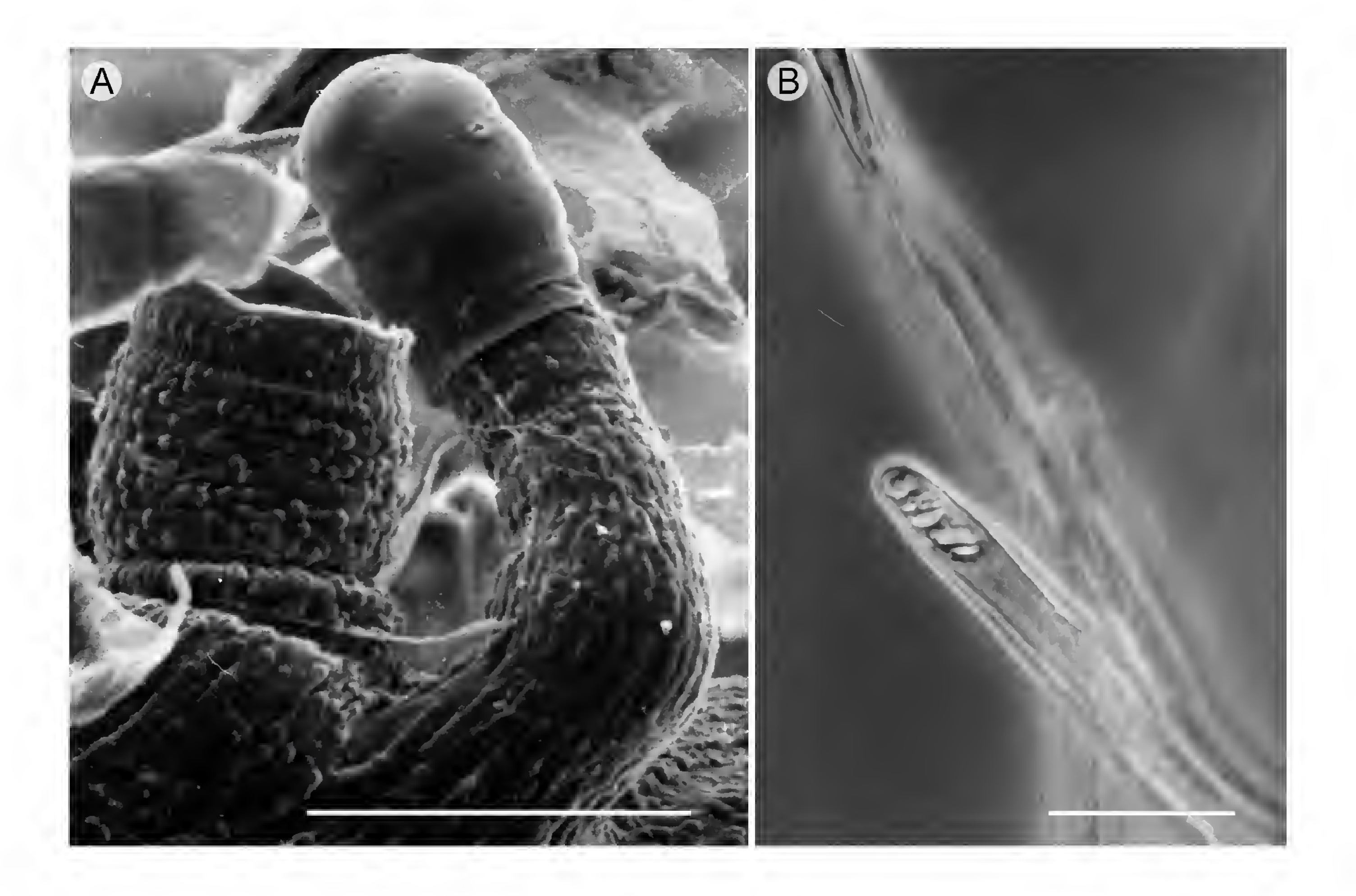


Figura 2: Detalles de tricomas en *Senecio* L. sección *Mulgediifolii* Greenm. A. Papilas y estrías en la base del subtipo $2b_1$, *S. runcinatus* Less., margen. B. Tipo 2h, pared de unión oblicua y punteada como placa de perforación, *S. bracteatus* Klatt, superficie abaxial. Escalas: A: 50 µm; B: 5 µm.

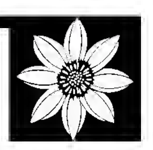
que los tricomas observados en este trabajo presentan una sola célula apical.

Además de las diferencias morfológicas, también se identificaron diferencias en la ornamentación y el tipo de cera sobre los tricomas. Por ejemplo, en la superficie adaxial es común encontrar tricomas no ornamentados; cuando tienen ornamentación es en forma de papilas o estrías (Cuadro 2). En la superficie abaxial los tricomas por lo general presentan ornamentación en forma de papilas, papiloso-estriado, o estrías que se encuentran principalmente en las paredes anticlinales de la célula (Fig. 1L). La ornamentación se presenta en la base y en 1-2 células más del cuerpo del tricoma. *Senecio godmanii* Hemsl. y *S. jacalensis* Greenm. presentan tricomas no ornamentados en ambas superficies foliares, mientras que en las demás especies al menos un tipo de tricoma está ornamentado. La cera se deposita en forma de costras, generalmente solo en algunos tricomas de la misma hoja y no se presenta en todas las especies (Figura 1J; Cuadro 3).

A continuación se presenta una clave construida con base en los caracteres mencionados para las especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

Cuadro 3: Forma de los depósitos superficiales de cera en los tricomas foliares de *Senecio* L. sección *Mulgediifolii* Greenm. * Solo en algunos tricomas de la vena media, en el resto de la lámina ausente.

	Depósitos de cera en tricomas	
	Superficie adaxial	Superficie abaxial
S. bracteatus Klatt	Costras	Costras
S. callosus Sch. Bip.	Costras	Ausente
S. conzattii Greenm.	Ausente	Ausente
S. deformis Klatt	Costras	Ausente
S. doratophyllus Benth.	Ausente	Ausente
S. godmanii Hemsl.	Ausente	Ausente
S. helodes Benth.	Ausente	Ausente
S. iodanthus Greenm.	Costras	Ausente
S. jacalensis Greenm.	Costras	Costras
S. mulgediifolius S. Schauer	Ausente	Ausente
S. orizabensis Sch. Bip. ex Hemsl.	Ausente	Ausente
S. polypodioides (Greene) T. Durand & B.D. Jacks.	Ausente	Costras*
S. roseus Sch. Bip.	Costras	Ausente
S. runcinatus Less.	Ausente	Ausente



Clave para la identificación de especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii* utilizando principalmente el complemento de tricomas

1a. Tricomas glandulares distribuidos en la lámina foliar, sin considerar los márgenes 2

1b. Tricomas glandulares restringidos al margen foliar (tipo 2b o subtipo $2b_1$) o distribuidos en la lámina solamente en la superficie abaxial 11

2a. Hojas con un solo tipo de tricoma glandular (tipo 2b) 3

2b. Hojas con dos tipos de tricomas glandulares (tipo 2b, subtipo $2b_1$ o tipo 4a) 7

3a. Lámina con un solo tipo de tricoma no glandular (subtipo $2a_1$ o tipo 2g) 4

3b. Lámina con dos tipos de tricomas no glandulares (tipos 2g, 2h o 3d) 6

4a. Tricomas multicelular uniseriados, de células cortas, no cónicos hacia el ápice, 1-2 células superiores de mayor longitud que las subyacentes, finalizando en una célula redondeada (subtipo $2a_1$) .... *S. jacalensis* Greenm.

4b. Tricomas multicelular uniseriados, cónicos hacia el ápice y finalizando en una célula subulada (tipo 2g) ... 5

5a. Tricomas tipo 2g distribuidos solo en la superficie abaxial .... *S. deformis* Klatt

5b. Tricomas tipo 2g distribuidos en ambas superficies foliares .... *S. orizabensis* Sch. Bip. ex Hemsl.

6a. Al menos un tipo de tricoma no glandular con una base multiseriada (tipo 3d) .... *S. polypodioides* (Greene) T. Durand & B.D. Jacks.

6b. Todos los tricomas no glandulares con una base simple (tipos 2g, 2h) .... *S. bracteatus* Klatt

7a. Hojas con un solo tipo de tricoma no glandular (tipo 2g) 8

7b. Hojas con dos o más tipos de tricomas no glandulares (tipos 2f, 2g o 2h) 9

8a. Tricomas no glandulares tipo 2g distribuidos en ambas superficies foliares .... *S. helodes* Benth.

8b. Tricomas no glandulares tipo 2g distribuidos solamente en la superficie abaxial de la hoja .... *S. iodanthus* Greenm.

9a. Lámina con tricomas multicelulares uniseriados, finalizando en 1-2(-3) células elongadas, entre 1-2 células apicales paredes celulares oblicuas con punteaduras (tipo 2h); tricomas tipo 2f y 2g también presentes .... *S. roseus* Sch. Bip.

9b. Lámina con tricomas multicelulares uniseriados, cónicos hacia el ápice y finalizando con 2-3 células que presentan progresivamente mayor longitud que las subyacentes (tipo 2f); tricomas tipo 2g también presentes, los tipo 2h ausentes 10

10a. Tricomas no glandulares tipo 2g distribuidos en ambas superficies foliares ... *S. mulgediifolius* S. Schauer

10b. Tricomas no glandulares tipo 2g distribuidos solamente en la superficie abaxial ..... *S. runcinatus* Less.

11a. Lámina con dos tipos de tricomas no glandulares (tipos 2g y 2h) .... *S. conzattii* Greenm.

11b. Lámina con un solo tipo de tricoma no glandular (tipo 2g) 12

12a. Tricomas distribuidos en ambas superficies foliares, pero restringidos a la lámina .... *S. doratophyllus* Benth.

12b. Tricomas distribuidos en ambas superficies foliares, incluyendo la vena media y los márgenes 13

13a. Tricomas ornamentados con papilas .... *S. callosus* Sch. Bip.

13b. Tricomas sin papilas .... *S. godmanii* Hemsl.

Discusión

Las 14 especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii* estudiadas presentaron tanto tricomas 2b como 2g, tipos ampliamente distribuidos entre los miembros de la tribu, por lo que no fueron suficientemente informativos para ser de utilidad desde el punto de vista taxonómico en la sección. Sin embargo, se identificaron dos tipos de tricomas y una variante que son distintivos y permiten reconocer algunas especies; por ejemplo, la variante $2a_1$ es característica de *S. jacalensis* y está presente en ambas superficies foliares. El tricoma tipo 3d es característico de *S. polypodioides* (Greene) T. Durand & B.D. Jacks., observado en su superficie abaxial y restringido a la región de la vena media. Finalmente, el tipo 4a solo se localiza en el margen foliar de *S. roseus*. Los otros tipos y variante (2f, 2h y $2b_1$ respectiva-

mente) están distribuidos entre los miembros de la sección en varias combinaciones, útiles también para caracterizar algunas especies. Por ejemplo, *S. bracteatus* y *S. conzattii* se distinguen por compartir los tricomas 2h; sin embargo, en *S. bracteatus* presentan papilas y en *S. conzattii* carecen de ornamentación. Cinco especies comparten la presencia de tricomas $2b_1$, pero difieren entre ellas por su ubicación, presencia de ornamentaciones y la combinación con otros tricomas. Por ejemplo, en *S. doratophyllus* Benth. solo se observaron tricomas $2b_1$ en el margen foliar y en el resto de la lámina son muy escasos los del tipo 2g. En cambio, *S. helodes* Benth. únicamente tiene tricomas $2b_1$ ornamentados con papilas en el margen de la superficie adaxial y en *S. iodanthus* Greenm. se presentan en la vena media pero solo en la superficie abaxial y están ornamentados con papilas. *Senecio mulgediifolius* S. Schauer y *S. runcinatus* Less. comparten la presencia de los tricomas $2b_1$ ornamentados con papilas y estrías junto con los 2f. Ambos tipos de tricomas en *S. mulgediifolius* se ubican en la vena media y en la superficie abaxial de lámina, siendo los 2f ornamentados solo con papilas. En *S. runcinatus* se encuentran los $2b_1$ en la superficie adaxial y los 2f ornamentados con papilas y estrías en la superficie abaxial.

Otros estudios en Asteraceae han mostrado cómo los tricomas foliares son útiles para identificar especies, como es el caso de *Agoseris* Raf., *Andryala* L., *Cephalorrhynchus* Boiss., *Chondrilla* L., *Crepis* L., *Crepidiastrum* Nakai, *Hieracium* L., *Hypochaeris* L. e *Ixeris* (Cass.) Cass. (Lactuceae, Krak y Mráz, 2008), *Artemisia* L. (Anthemideae; Hayat et al., 2009), *Flourensia* DC. (Heliantheae, Delbón et al., 2007), *Pentacalia* Cass. (Senecioneae; Lapp et al., 2013) o *Vernonanthura* H. Rob. y *Vernonia* Schreb. (Vernonieae; Redonda-Martínez et al., 2012). Su utilidad taxonómica también se ha evaluado en géneros de otras familias, como en *Banisteriopsis* C.B. Rob. ex Small, *Byrsonima* Rich. ex Kunth y *Heteropterys* Kunth (Malpighiaceae, Silva-Araújo et al., 2010), *Cuphea* P. Browne (Lythraceae; Amarasinghe et al., 1991) o *Hibiscus* L. (Malvaceae; Shaheen et al., 2009), donde rasgos micromorfológicos y tipos de tricomas fueron útiles en la identificación de algunas especies.

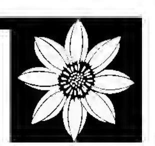
Diversidad de tricomas en *Senecio* sección *Mulgediifolii*

Según Johnson (1975), no es extraño que más de un tipo de tricoma se presente en un órgano, rasgo que es evidente en las hojas de *Senecio* sección *Mulgediifolii*. En la superficie adaxial es común observar un solo tipo de tricoma, pero en la superficie abaxial pueden presentarse dos o hasta cinco tipos (Cuadro 2).

Las células que constituyen el cuerpo de los tricomas y sus variantes presentaron paredes celulares transversas, con excepción de los tricomas del tipo 2h, donde 1-2 de las células superiores contienen paredes celulares oblicuas y punteadas, similares a una placa de perforación escalariforme. Una estructura similar fue reportada por Ragonese (1990) para tricomas no glandulares en *Nassauvia lagascae* (Don) F. Meigen (Asteraceae: Mutisieae), en los cuales las 4-5 células superiores tienen paredes de unión muy oblicuas y punteadas. Debido a la escasez de reportes sobre la presencia de punteaduras en tricomas, se desconoce qué tan comunes son en Asteraceae.

Las células epidérmicas crean una escultura sobre la superficie foliar, la cual también se puede observar sobre los tricomas. En *S. iodanthus* y *S. runcinatus*, por ejemplo, las células epidérmicas presentan estrías o plegamientos paralelos, en el área que Koch et al. (2009) denominan campo anticlinal y en el campo central se generan tricomas cuyo tipo de escultura es la continuación de los pliegues o estrías del campo anticlinal. Además, se pueden presentar asociadas papilas convexas, que por su cercanía llegan a parecer pliegues papilosos. En *S. polypodioides*, la escultura del tricoma es papilosa o verrugosa, al igual que en el campo anticlinal de la célula epidérmica; este tipo de escultura es la más frecuente en *Senecio* sección *Mulgediifolii*, principalmente en la superficie abaxial. La función que los pliegues y papilas pueden tener sobre las células epidérmicas de las hojas y sus tricomas es aún incierta. Sin embargo, la escultura como influencia en la humectación de la superficie de las flores está cobrando cierto interés científico (Koch et al., 2009).

La cera epicuticular ha sido de gran interés en estudios botánicos, pero su mención es rara respecto a su pre-



sencia en los tricomas. De acuerdo con la clasificación propuesta por Barthlott et al. (1998) para la cera epicuticular en plantas, el tipo de cera identificado en los tricomas de *Senecio* sección *Mulgediifolii* es en forma de costras. La posible función de la cera sobre la superficie epidérmica, así como en los tricomas, es variada (Brewer et al., 1991; Koch et al., 2009). Por ejemplo, la densidad de tricomas y la presencia de cera pueden influir en la humectabilidad de la superficie foliar, actuando como un repelente al agua y ayudando a mantener una superficie epidérmica seca, la cual evitaría el crecimiento de microorganismos patógenos, incluyendo bacterias y hongos (Koch et al, 2009). De igual forma, evitan la formación de una película de agua sobre la superficie foliar, lo que ayuda al intercambio de CO_2, el cual se difunde más rápidamente en el aire que en el agua (Brewer et al., 1991), favoreciendo así la actividad fotosintética.

En este estudio no se encontró un patrón específico en cuanto a la ornamentación y depósitos de cera para los seis tipos morfológicos de tricomas y sus variantes. No obstante, como se ha discutido, la combinación de estos caracteres puede ser útil para reconocer especies de la sección *Mulgediifolii*, como se demuestra con la clave de identificación.

Contribuciones de los autores

AR y JLV concibieron y diseñaron el estudio. AR y TT llevaron a cabo las observaciones y la escritura del manuscrito. Todos los autores contribuyeron a la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

Este trabajo no recibió ningún financiamiento.

Agradecimientos

Se agradece al Laboratorio de Apoyo a la Investigación del Jardín Botánico del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y a su responsable, Estela Sandoval, por proporcionar los medios técnicos para llevar a cabo este trabajo. Al Instituto de Biología por las facilidades prestadas a lo largo de esta investigación, Sara Fuentes ayudó con el trabajo en el MEB y Julio César Montero con el trabajo gráfico para la preparación de las figuras. Finalmente se agradece a dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios y sugerencias.

Literatura citada

Adedeji, O. y O. A. Jewoola. 2008. Importance of leaf epidermal characters in the Asteraceae family. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca 36(2): 7-16. DOI: http://dx.doi.org/10.15835/nbha362243

Amarasinghe, S., S. A. Graham y A. Graham. 1991. Trichome morphology in the genus *Cuphea* (Lythraceae). Botanical Gazette 152(1): 77-90. DOI: http://dx.doi.org/10.1086/337866

Barkley, T. M. 1985. Infrageneric groups in *Senecio*, s.l., and *Cacalia*, s.l. (Asteraceae Senecioneae) in Mexico and Central America. Brittonia 37(2): 211-218. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2806113

Barthlott, W., C. Neinhuis, D. Cutler, F. Ditsch, I. Meusel, I. Theisen y H. Wilhelmi. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. Botanical Journal of the Linnean Society 126(3): 237-260. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.1998.tb02529.x

Brewer, C. A., W. K. Smith y T. C. Vogelmann. 1991. Functional interaction between leaf trichomes, leaf wettability and the optical properties of water droplets. Plant, Cell and Environment 14(9): 955-962. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.1991.tb00965.x

Carlquist, S. 1961. Comparative plant anatomy. Holt, Rinehart y Winston Inc., New York, USA. 146 pp.

De Andrade, M., B. Loeuille, C. Moriani, G. F. Melo-de Pinna y J. Rubens. 2014. Diversity of non-glandular trichomes in subtribe Lychnophorinae (Asteraceae: Vernonieae) and taxonomic implications. Plant Systematics and Evolution 300(5): 1219-1233. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/s00606-013-0957-9

Delbón, N., M. T. Cosa, N. Dottori y L. Stiefkens. 2007. Análisis comparativo de los caracteres epidérmicos en *Flourensia campestris* y *F. oolepis* (Asteraceae). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 42(3-4): 245-250.

Faust, W. Z. y S. B. Jones Jr. 1973. The systematic value of trichome complements in a North American group of *Vernonia* (Compositae). Rhodora 75(804): 517-528.

Freire, S. E., E. Urtubey y D. A. Giuliano. 2007. Epidermal characters of *Baccharis* (Asteraceae) species used in traditional medicine. Caldasia 29(1): 23-38.

Funk, V. A., A. Susanna, T. F. Stuessy y H. Robinson. 2009. Classification of Compositae. In: Funk, V. A., A. Susanna, T. F. Stuessy and R. J. Bayer (eds.). Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae. IAPT. Vienna, Austria. Pp. 171-189.

Hayat, M. W., M. Ashraf, M. A. Khan, G. Yasmin, N. Shaheen y S. Jabeen. 2009. Diversity of foliar trichomes and their systematic implications in the genus *Artemisia* (Asteraceae). International Journal of Agriculture and Biology 11(5): 566-570.

Jeffrey, C. 1987. Developing descriptors for systematic analyses of Senecioneae (Compositae). Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 108: 201-211.

Johnson, H. B. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. Botanical Review 41(3): 233-258. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/BF02860838

Koch, K., B. Bhushan y W. Barthlott. 2009. Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. Progress in Materials Science 54(2): 137-178. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.pmatsci.2008.07.003

Krak, K. y P. Mráz. 2008. Trichomes in the tribe Lactuceae (Asteraceae)-taxonomic implications. Biologia 63(5): 616-630. DOI: http://dx.doi.org/10.2478/s11756-008-0106-z

Lapp, M., D. Jáuregui, P. Torrecilla y T. Ruiz-Zapata. 2013. Anatomía de la lámina foliar de diez especies de *Pentacalia* Cass. (Senecioneae-Asteraceae), presentes en Venezuela. Ernstia 23(1): 25-46.

Locquin, M. y M. Langeron. 1985. Manual de microscopía. Ed. Labor. Barcelona, España. 373 pp.

Payne, W. W. 1978. A glossary of plant hair terminology. Brittonia 30(2): 239-255. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2806659

Pelser, P. B., B. Nordenstam, J. Kadereit y L. Watson. 2007. An ITS phylogeny of tribe Senecioneae (Asteraceae) and a new delimitation of *Senecio* L. Taxon 56(4): 1077-1104. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/25065905

Pope, G. V. 1982. Cypselas and trichomes as a source of taxonomic characters in the erlangeoid genera. Kirkia 12(2): 203-231.

Ragonose, A. M. 1990. Caracteres xeromorfos foliares de *Nassauvia lagascae* (Compositae). Darwiniana 30(1-4): 1-10.

Redonda-Martínez, R., J. L. Villaseñor y T. Terrazas. 2012. Trichome diversity in the Vernonieae (Asteraceae) of Mexico I: *Vernonanthura* and *Vernonia* (Vernoniinae). Journal of the Torrey Botanical Society 139(3): 235-247. DOI: http://dx.doi.org/10.3159/TORREY-D-11-00069.1

Redonda-Martínez, R., J. L. Villaseñor y T. Terrazas. 2016. Trichome diversity in the subtribe Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae). Journal of the Torrey Botanical Society 143(3): 298-310. DOI: http://dx.doi.org/10.3159/TORREY-D-14-00062.1

Shaheen, N., M. Ajab, M. Q. Hayat y G. Yasmin. 2009. Diversity of foliar trichomes and their systematic relevance in the genus *Hibiscus* (Malvaceae). International Journal of Agriculture and Biology 11(3): 279-284.

Silva-Araújo, J., A. Alves, L. Campos y R. Strozi. 2010. Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in the Cerrado area (Brazil). Plant Systematics and Evolution 286(1): 117-131. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/s00606-010-0268-3

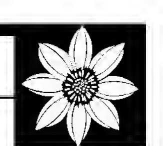
Szymura, M. y K. Wolski. 2011. Leaf epidermis traits as tool to identify *Solidago* L. taxa in Poland. Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica 53(1): 38-46. DOI: http://dx.doi.org/10.2478/v10182-011-0006-3

Theobald, W. L., J. L. Krahulik y R. C. Rollins. 1979. Trichome description and clasification. In: Metcalfe, C. R. y L. Chalk (eds.). Anatomy of the Dicotyledons. Volume I. Systematic anatomy of the leaf and stem. 2nd ed. Clarendon Press. Oxford, UK. Pp. 40-53.

Villaseñor, R. J. L. 1991. The systematics of *Senecio* section *Mulgediifolii* (Asteraceae: Senecioneae). Ph. D. Dissertation. The Claremont Graduate School. Claremont, California, USA. 241 pp.

Villaseñor, J. L., E. Ortiz y G. Segura. 2005. Catálogo taxonómico-geográfico de las Senecioneae mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. CE031. México, D. F., México.

Acta Botanica Mexicana 119: 79-99 Abril **2017**



Efecto de la ganadería y la variación estacional sobre la composición florística y la biomasa vegetal en los humedales de la costa centro oeste del Golfo de México

Effect of livestock and seasonal variation on floristic composition and plant biomass in wetlands of the central western coast of the Gulf of Mexico

Karla Rodríguez-Medina[1], Patricia Moreno-Casasola[1,3], Carlos Yañez-Arenas[2]

1 Instituto de Ecología, A.C., Red de Ecología Funcional, Carretera antigua a Coatepec 351, El Haya, Xalapa 91070 Veracruz, México.
2 Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Parque Científico y Tecnológico de Yucatán, Laboratorio de Conservación de la Biodiversidad.
3 Autor para la correspondencia: patricia.moreno@inecol.mx

Citar como:
Rodríguez-Medina, K., P. Moreno-Casasola y C. Yañez-Arenas. 2017. Efecto de la ganadería y la variación estacional sobre la composición florística y la biomasa vegetal en los humedales de la costa centro oeste del Golfo de México. Acta Botanica Mexicana 119: x-x. DOI:

Recibido: 28 de enero de 2016.
Revisado: 22 de agosto de 2016.
Aceptado: 11 de noviembre de 2016.

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: Los humedales son ecosistemas altamente productivos que aportan diversos servicios ecosistémicos; sin embargo, también son de los más amenazados debido a actividades humanas como la agricultura y ganadería. México ha perdido 62% de sus humedales y específicamente los de la costa central del Golfo de México se están viendo afectados debido a la actividad ganadera. Existen pocos trabajos acerca del tema; por tanto, en esta investigación se analizó el efecto de la ganadería y la estacionalidad sobre la composición florística, biomasa aérea (BA) y biomasa subterránea (BS) de humedales herbáceos de la laguna de Alvarado, Veracruz, México.

Métodos: Se seleccionaron dos localidades de trabajo y en cada una se eligieron dos sitios de muestreo. En cada sitio se colocaron ocho parcelas de 1 m² (la mitad fueron cercadas para evitar al ganado). Durante un año se obtuvieron datos de riqueza y diversidad de especies, cobertura vegetal, BA y BS. Con estos datos se calculó el valor de importancia relativa (VIR) por especie e índice de reemplazo de especies.

Resultados clave: Se registraron 29 especies y se observó un gradiente de perturbación, resultando las localidades de Río Blanco las más conservadas. En general la riqueza fue significativamente mayor en lluvias y las especies con mayor VIR fueron las propias de humedales, aunque hubo gramíneas dominantes en ambas temporadas. La BS fue significativamente mayor en Río Blanco (sitio 1), y la BA en Río Blanco 1 y Río Limón 1. En lluvias la BA fue mayor en la mitad de los sitios.

Conclusiones: Con los resultados de este trabajo se observa que los humedales herbáceos de agua dulce pueden conservar sus funciones ecológicas en presencia de la ganadería siempre y cuando sea de bajo impacto. Inclusive, si ésta se practica de manera controlada, puede favorecer la diversidad de especies nativas del humedal y limitar el crecimiento de pastos invasores.

Palabras clave: especies invasoras, impacto humano, inundación, popales, riqueza florística.

Abstract:

Background and Aims: Wetlands are highly productive ecosystems, which provide many environmental services. However, they are one of the most threatened due to human activities such as agriculture and livestock. Mexico has lost 62% of its wetlands and specifically those of the central coast of the Gulf of Mexico are being affected due to livestock pressure. There are very few studies about the subject, so in this paper we analyze the effect of livestock and seasonality on floristic composition, above ground biomass (AB) and below ground biomass (BB) of the Alvarado lagoon, Veracruz, Mexico.

Methods: We selected two working locations, and in each locality chose two sampling sites. In each site, we placed eight 1 m² plots of four different locations (half were fenced to keep out livestock). For an entire year we obtained species richness and diversity, and data on vegetation cover, as well as AB and BB. With the data obtained, we calculated the Relative Importance Value (RIV) by species and the relative replacement rate of species.

Key results: Total richness resulted in 29 species. A disturbance gradient was observed, with the best conserved sites in Río Blanco. In most sites, species richness was significantly higher in rainfall and species with high RIV were typical wetland species, although there were dominant grasses in both climatic seasons. BB was significantly higher in one location of Rio Blanco, and AB in one location of Rio Blanco and in one from Rio Limon. During the rainy season, AB was higher in half of the sites.

Conclusions: We conclude that freshwater wetlands can retain their ecological functions in the presence of livestock as long as the impact is low. Even if there is cattle grazing with a controlled management, it can promote diversity of native wetland species and limit the growth of invasive grasses.

Key words: flood, herbaceous wetlands, human impact, invasive species, species richness.

Introducción

Los humedales son ecosistemas altamente productivos que aportan diversos servicios ecosistémicos (p. ej. provisión y filtración de agua, protección de inundaciones y huracanes, fertilización y aporte de sedimentos, captura de carbono) (M.E.A., 2005; Costanza et al., 2008). Sin embargo, a nivel mundial son uno de los más amenazados debido a actividades humanas como la agricultura, la ganadería (Mitsch et al., 2009) y más recientemente la urbanización. México ha perdido 62% de sus humedales y específicamente los de la costa centro oeste del Golfo de México (estado de Veracruz) son de los más amenazados debido a la fuerte presión ganadera, ya que esta entidad ocupa el primer lugar a nivel nacional en producción de carne de bovino (Contreras-Espinosa y Warner, 2004; Landgrave y Moreno-Casasola, 2012; Moreno-Casasola et al., 2014).

Diversos estudios han asociado el pastoreo del ganado bovino con la pérdida de biodiversidad (Verdú et al., 2000; Watkinson y Ormerod, 2001; Durant et al., 2008) y con la disminución de la riqueza de especies nativas. Por ejemplo Dorrough et al. (2006) encontraron que en bosques con pastizales en Australia, la riqueza de plantas nativas está correlacionada negativamente con la intensidad agrícola y de pastoreo, mientras que varias especies exóticas se veían favorecidas por estas actividades. Sin embargo, existen estudios que mencionan que la riqueza de especies vegetales en ciertos ecosistemas puede verse beneficiada con el pastoreo (Dupré y Diekmann, 2001; Pykälä, 2005).

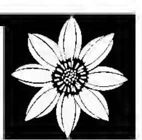
En algunos humedales del estado de California (EUA) y de Brasil se ha observado que zonas sin pastoreo presentan mayor cobertura de pastos exóticos y menor cobertura de especies nativas que áreas con pastoreo, y se ha hecho énfasis en que la ganadería no es necesariamente dañina para los humedales, siempre y cuando el pastoreo sea de baja intensidad (Marty, 2005; Junk y da Cunha, 2012). En México, el único trabajo que existe al respecto es el de Travieso-Bello et al. (2005), quienes reportaron que la ganadería puede disminuir la riqueza de especies nativas de humedales, y también la biomasa; sin embargo, en este estudio no se realizaron tratamientos excluyendo al ganado y solo se muestreó una época del año, por lo que no presentaron comparaciones temporales.

Es necesario empezar a generar conocimiento acerca del nivel de impacto que tiene la ganadería en diferentes tipos de humedales (manglares, selvas inundables, popales, tulares), principalmente en regiones con tendencia al aumento de esta actividad o en donde la ganadería ocupa grandes extensiones de estos ecosistemas. Esta información podría ayudar a mejorar las políticas de manejo ganadero, logrando una ganadería sustentable en la zona costera, y garantizando la conservación de las funciones y servicios ecosistémicos. En este trabajo se evaluó el efecto de la ganadería y la estacionalidad sobre la composición florística, cobertura vegetal, biomasa aérea (BA) y biomasa subterránea (BS) de los humedales herbáceos (popales) de la costa centro oeste del Golfo de México, específicamente los de la laguna de Alvarado, Veracruz, para responder las siguientes preguntas: 1) ¿La ganadería tiene un impacto negativo en estos humedales? y 2) ¿La variación estacional determina el nivel de impacto ganadero y la composición de la vegetación? La hipótesis de trabajo plantea que una densidad baja de ganado mantendrá la biodiversidad florística del humedal, presentándose cambios estacionales en la composición de las especies.

Materiales y métodos

Área de estudio

El área de estudio se localiza cerca de Alvarado, Veracruz, en la costa centro oeste del Golfo de México, entre los 18°46'N, 95°34'E y los 18°42'N, 95°58'E (Fig. 1). La altitud es de 10 m y el clima es cálido con abundantes lluvias en verano. La temperatura es de 22-26 ºC y la media de la precipitación pluvial es de 1748.3 mm (INEGI, 2005). Los datos fueron obtenidos para el proyecto Nº 48247 CONACYT-CONAGUA “Inventario, delimitación, caracterización y uso sustentable de los humedales de la cuenca del Río Papaloapan, México”. Otros datos derivaron de entrevistas con los propietarios de los terrenos, observaciones de campo y mediciones.



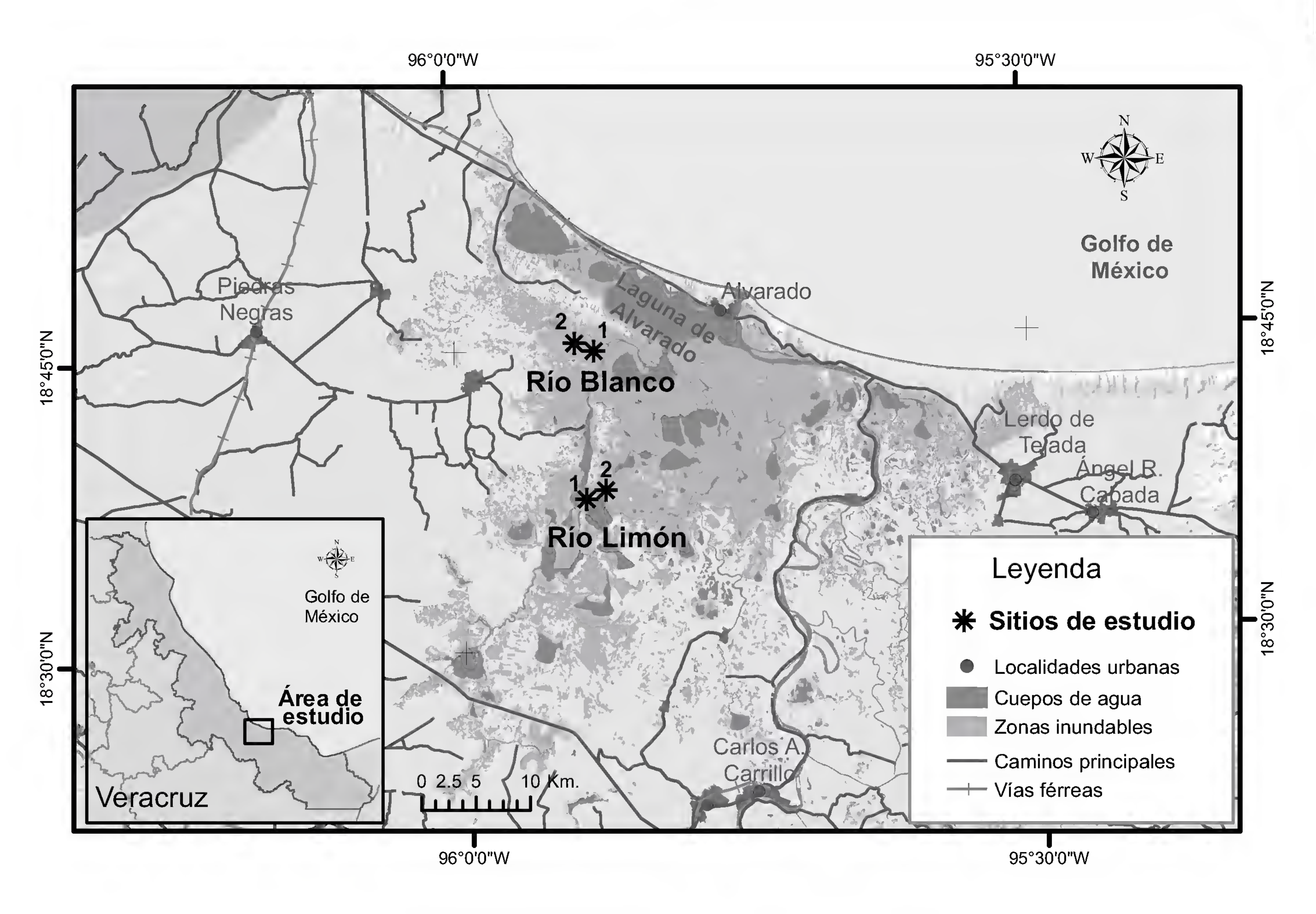


Figura 1: Localidades de Río Blanco (RB1, RB2) y Río Limón (RL1, RL2) en los humedales de Alvarado, Veracruz, México.

En los sitios de muestreo la vegetación natural que domina es el popal, término asignado por Faustino Miranda (Miranda y Hernández-X, 1963). Este ecosistema corresponde a una comunidad vegetal sobre superficies pantanosas permanentemente estancadas en la planicie costera de Tabasco, sur de Veracruz, Chiapas y Campeche. Se establece sobre llanuras aluviales, prácticamente sin declives, atravesadas por ríos que por medio de filtraciones e inundaciones cubren la superficie en zonas con climas tropicales (Rzedowski, 2006). La vegetación se caracteriza por presentar herbáceas emergentes enraizadas de 1 a 3 m de alto con hojas anchas. Algunas especies que se han reportado para los popales-tulares del estado de Veracruz son *Typha domingensis* Pers., *Thalia geniculata* L., *Pontederia sagittata* C. Presl, *Sagittaria lancifolia* L., *Sagittaria latifolia* Willd., *Cyperus articulatus* L., *Cyperus giganteus* Vahl, *Eleocharis cellulosa* Torr., *Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees, *Heliconia latispatha* Benth., *Leersia ligularis* Trin., *Hydrocotyle bonariensis* Lam. y *Bacopa monnieri* (L.) Wettst. (Moreno-Casasola et al., 2010).

La economía del municipio de Alvarado está basada fundamentalmente en la ganadería bovina, en donde las razas más empleadas para esta actividad son el ganado Cebú para aprovechamiento de carne y el ganado Suizo y Holandés para aprovechamiento de leche (Portilla Ochoa, 2005). Es común que el pastoreo del ganado sea extensivo y también rotatorio, ya que se saca a los animales del terreno en el período de mayor inundación llevándolos a zonas más altas. La carga animal permitida en el municipio es de una cabeza de ganado por hectárea; sin embargo, en muchos ejidos esto no se respeta, excediendo la carga permitida (INEGI, 2007).

Para este estudio se seleccionaron cuatro sitios, todos impactados por la ganadería, ya que después de una búsqueda extensiva y conversaciones informales con los habitantes de la localidad y la Asociación Ganadera, no se encontraron humedales herbáceos totalmente libres de

ganado para considerarlos como sitios control. Se seleccionaron dos localidades de trabajo, una fue Río Blanco, con dos sitios de muestreo (a partir de aquí llamados RB1 y RB2). La segunda localidad fue Río Limón, también con dos sitios de muestreo (RL1 y RL2). En RB1 el ganado es introducido aproximadamente en febrero o marzo y lo sacan aproximadamente en septiembre. En RB2 el ganado entra en enero y lo sacan en septiembre. En RL1 y RL2 el ganado es introducido entre enero y febrero y lo sacan entre octubre y noviembre. Ver Cuadro 1 para una descripción más detallada. Esta variación en el momento de extracción del ganado y el tiempo que permanece fuera del humedal depende del nivel de inundación de los predios particulares.

Diseño experimental

Debido a que no se encontró ningún popal no impactado por la ganadería, no se tuvo un sitio control. De tal manera no se pudo medir la verdadera magnitud del impacto, y éste solo fue estimado de manera parcial, en relación con el sitio que presentó más características de un humedal herbáceo conservado.

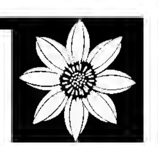
RB1 y RB2 se encuentran separados entre sí por 2.5 km, mientras que RL1 y RL2 por 2 km. Los sitios de Río Blanco se encuentran a 14 km de los de Río Limón (Fig. 1). En cada localidad se colocaron ocho cuadros al azar de 1 m^2 cada uno. Para evitar la entrada del ganado, cuatro de estos cuadros fueron cercados con alambre de púas de la siguiente manera: dos cuadros se colocaron dentro de un cerco de alambre de púas, cuidando que haya un espacio entre cuadros y el alambre exterior de al menos 1 m, y en otra área del lugar se colocaron los otros dos cuadros de la misma manera. Se realizaron tres muestreos en temporada de secas (enero, marzo y mayo de 2009) y dos en la de inundación (septiembre y noviembre de 2009).

Estructura y composición florística

En cada cuadro se tomaron datos de composición de especies vegetales, porcentaje de cobertura vegetal para cada especie por medio del método de cobertura-abundancia de

Cuadro 1: Características de los diferentes tipos de manejo en los cuatro sitios de muestreo localizados en el municipio de Alvarado, Veracruz, México.

	RB1	RB2	RL1	RL2
Coordenadas	18°44'49.66"N 95°52'42.24"E	18°45'23.51"N 93°53'36.38"E	18°37'25.49"N 95°53'24.95"E	18°37'39.39"N 95°52'30.87"E
Manejo	1 cabeza ha^{-1}	2 o 3 cabezas ha^{-1}	2 o 3 cabezas ha^{-1}	2 cabezas ha^{-1}
Influencia humana	Muy poca, en los cinco muestreos nunca se observó a personas trabajando en el terreno.	Muy poca, en los cinco muestreos solo se observó dos veces al capataz cuidando el terreno. Solo iba de entrada por salida.	Se encuentra la casa del dueño a 120 metros en línea recta al oeste del sitio. El dueño va entre una y dos veces por día al sitio en caballo para arrear a las vacas.	En el terreno se encuentra la casa de los dueños, el señor al menos una vez al día arrea al ganado en caballo.
Hidrología	Sin modificar	Sin modificar	Sin modificar	Sin modificar
Humedad del suelo e inundación	Permanece inundado 9 meses/año, y el resto del año el suelo se encuentra saturado en agua.	Permanece inundado 8 meses/año; el suelo está saturado en agua 2 meses y seco el resto del año.	Permanece inundado 6 meses y seco el resto de año.	Permanece inundado 9 meses/año, y el resto del año el suelo se encuentra saturado en agua.
Permanencia de ganado en el sitio	6-10 meses	8-10 meses	10 meses	10 meses



Westhoff y Van Der Maarel (1978). Se estimó la frecuencia y cobertura relativa, y con esto se obtuvo el Valor de Importancia Relativa (VIR) (Moreno-Casasola y López Rosas, 2009) para cada una de las especies. Para obtener los valores de diversidad y de equidad por sitio, temporalidad y tratamiento, se utilizó el índice de Shannon-Wiener y el índice de equidad de Pielou (Liang et al., 2007). El reemplazo de especies únicamente se realizó por sitio y se calculó por medio del índice de Whittaker (1972) para RB2, RL1 y RL2, en relación con el sitio RB1, ya que éste es el que recibe menos influencia humana y tiene menor carga animal.

La BA se obtuvo cortando la vegetación al ras del suelo dentro de cada cuadro de muestreo. Se colectó toda la materia incluyendo la que estaba enraizada a ese nivel y la fitomasa seca y muerta. Esto fue al inicio (enero 2009) y al final del experimento (noviembre 2009), es decir en noviembre se colectó la biomasa que creció durante once meses en presencia o ausencia del ganado. Después de cada corte, el material se secó durante 120 horas a 65 °C y posteriormente se pesó. La BS se obtuvo por medio de un núcleo de 15 cm de largo por 10 cm de diámetro. En cada esquina (por fuera) de cada cuadro de 1 m^2 se tomaron cuatro muestras, durante los cinco muestreos. Estas muestras se lavaron en laboratorio hasta eliminar la mayor cantidad de tierra posible. Posteriormente se pusieron en flotación para obtener la mayor cantidad de material vivo (Cejudo y Capistrán, 2009). Para separar este material se utilizaron dos tamices, uno de 0.1 mm y otro de 0.039 mm de abertura para raíces finas. Una vez separadas las raíces, se secaron en un horno a 70 °C por 24 horas, para obtener el peso seco.

Análisis estadísticos

Para conocer si el índice de diversidad, la riqueza media de especies, la BA, la BS y el VIR por especie varían entre los sitios de estudio, se aplicó un ANOVA de una vía y la prueba de rangos múltiples de Tukey. Cuando las variables no pudieron ser normalizadas se utilizó una ANOVA por rangos de una vía de Kruskal-Wallis y la prueba de comparaciones múltiples de Dunn. La riqueza media por temporadas (secas-lluvias) se calculó tomando en cuenta los valores de cada uno de los ocho cuadros en cada sitio. La riqueza media, BA y BS entre temporadas (lluvias-secas) y tratamientos (presencia de ganado y exclusión de ganado) se compararon mediante una prueba de *t* pareada o si los datos no pudieron ser normalizados se utilizó una prueba de Rango de Wilcoxon (Zar, 1999). No se realizaron comparaciones estadísticas en los casos en donde la especie solo se presentaba en un solo tratamiento o una sola temporada, solo se menciona el porcentaje de VIR en donde la especie estuvo presente.

Para visualizar la similitud entre los sitios de muestreo y cuadros con y sin ganado en función de las variables medidas se realizaron análisis de componentes principales (ACP). Es importante mencionar que en los ACPs no se incluyeron todas las especies. Las especies que quedaron fuera del análisis son todas ruderales, a excepción de *Lippia nodiflora* (L.) Michx., y solo se presentaron en un sitio, en un muestreo (generalmente fue el de septiembre) y en un solo cuadro (de alguno de los ocho del sitio), por lo que fueron especies que no aportaron información relevante al análisis. El nivel de significancia utilizado en todos los análisis fue de 0.05 y se utilizaron los paquetes estadísticos R versión 2.5.1 (Crawley, 2014), Statgraphics plus 5.1 y MVSP 3.1. (Manugistics, 1998).

Resultados

Variación por sitio

Se registró un total de 29 especies (Anexo) y con base en los resultados obtenidos se encontró que había especies clave con VIRs arriba de 40 (Cuadros 2). Con respecto a la diversidad, riqueza, BA y BS, se observó un gradiente de perturbación entre los cuatro sitios, siendo RB1 el menos impactado por la ganadería, seguido de RB2, RL1 y RL2 (Cuadro 3).

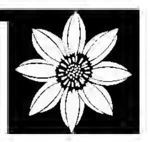
Los cuatro sitios compartieron solo dos especies: *Sagittaria lancifolia* y *Eleocharis cellulosa,* dos especies características de humedales. El VIR de la primera especie fue significativamente mayor en RB1 en comparación con los demás sitios, mientras que los valores para *E. cellulosa*

Cuadro 2: Se muestran únicamente las especies que presentaron los valores más altos de importancia relativa (VIR) para cada sitio de muestreo en la costa centro oeste del Golfo de México. El valor indica la media ± 1 EE del VIR de los cinco muestreos del año. Se aplicó una ANOVA y la prueba de rangos múltiples de Tukey (*) solo en los casos en donde las especies fueron encontradas en más de dos sitios. Solo se encontraron diferencias significativas en *Sagittaria lancifolia* L. (F=17.04, p=0.00) que se encontró en los cuatro sitios, y en *Thalia geniculata* L. (F=11.88, p=0.008) presente en dos sitios. Valores con la misma letra son estadísticamente iguales con *p*>0.05.

RB1		RB2	
Sagittaria lancifolia L.**a*	77.3±2.79	*Echinochloa colona* (L.) Link	86.3±4.32
Eleocharis cellulosa Torr.	69.3±7.47	*Eleocharis celulosa* Torr.	42±12.04
Hydrocotyle verticillata Thunb.	68.5±2.02	*Bacopa monnieri* (L.) Wettst.	40.9±11.15
Echinochloa colona (L.) Link	68.5±17.57	*Sagittaria lancifolia* L.**b*	21.7±6.3
Bacopa monnieri (L.) Wettst.	56.1±5.84	*Lemna minor* L.	21.1±13.51
Sporobolus virginicus (L.) Kunth	25.7±16.77	*Thalia geniculata* L.**a*	18.3±7.72
		Nymphaea ampla (Salisb.) DC.	16.5±10.13
RL1		**RL2**	
Eleocharis cellulosa Torr.	67.8±8.16	*Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Ness	73.1±3.43
Hymenachne amplexicaulis (Rudge) Ness	66.1±17.38	*Thalia geniculata* L.**b*	48.4±4.09
Leersia hexandra Sw.	65.9±7.92	*Ludwigia octovalvis* (Jaq.) P.H. Raven	54.2±2.34
Sagittaria lancifolia L.**b*	33.3±8.01	*Eleocharis cellulosa* Torr.	44.7±5.54
Cyperus articulatus L.	27.6±11.95	*Pontederia sagittata* C. Presl	36.3±1.36
Nymphaea ampla (Salisb.) DC.	3.47±3.47	*Ambrosia psilostachya* DC.	24.4±15.44
		Sagittaria lancifolia L.**b*	24.0±6.84
		Paspalum sp.	26.3±16.17

Cuadro 3: Diversidad de especies (índice de Shannon – *H'* e índice de equidad de Pielou - *J'*), riqueza de especies, biomasa aérea (BA) y biomasa subterránea (BS) para los cuatros sitios de muestreo en el municipio de Alvarado, Veracruz, México. En el caso del índice de Shannon se indica el valor de éste (*H'*) y el tamaño de muestra *(S)*. Se indica la media ± 1 EE en los casos donde se aplicó un ANOVA y la prueba de rangos múltiples de Tukey (*) y se muestra la mediana y los percentiles (25-75%) en los casos donde se aplicó un ANOVA por rangos de Kruskal-Wallis y una prueba de Dunn (**). Valores con la misma letra son estadísticamente iguales con *p*>0.05.

Característica	RB1	RB2	RL1	RL2	Valor estadístico	Valor de *p*
Índice de diversidad	*S*=9, *H'*=1.81 b	*S*=10, *H'*=1.63 b	*S*=9, *H'*=1.6 b	*S*=19, *H'*=2.32 a	*H*=6.28	0.04
Índice de equidad	*J'*=0.95a	*J'*=0.61bc	*J'*=0.85a	*J'*=0.77ac	*F*=6.72	0.00
Riqueza de especies*	5±0.31 b	5.6±1.36 b	5.2±0.37 b	9.2±1.28 a	*F*=4.71	0.01
BA (g m^{-2})*	660±106.2 a	352.9±86.7 b	600±84.3 a	410.37±65.8 ab	*F*=2.87	0.04
BS (g m^{-2})**	23.5 (19.83-24.95)a	16.99 (12.65-20)b	13.91 (9.72-17.25)b	9.38 (6.3-11.88)c	*H*=40.59	0.00
BA:BS**	24.62(19.11-32.62)ab	15.81(9.56-20.56)b	39.4(27.31-54.84)a	43.11(18.55-59.8)a	*H*=13.58	0.00



no fueron significativamente diferentes entre sitios. Se encontraron otras especies compartidas en dos o tres sitios, aunque la única especie que presentó diferencias significativas en el VIR fue *Thalia geniculata,* en donde fue mayor el valor de éste en RL2 que en RB2 (Cuadro 2). Es importante mencionar que hay especies que solo se presentaron en un sitio y en un muestreo y por tanto sus VIR fueron muy bajos, por lo que no se presentan en el Cuadro 2.

Los valores del índice de reemplazo de especies de Whittaker de cada sitio con respecto a RB1 fueron de 1.66 para RB2, 1.74 para RL1 y de 1.91 para RL2. Por tanto, RB2 es más parecido a RB1 y RL2 es el que más difiere de éste. En cuanto a la diversidad de especies, RL2 fue significativamente mayor con respecto a los demás sitios, seguido de RB1, RB2 y RL1. De acuerdo al valor del índice de equidad de Pielou, el sitio RB1 fue en donde la proporción de la diversidad fue más equitativa, mientras que en RB2 y RL2, esta proporción no es homogénea y hay especies dominantes. En cuanto a la riqueza de especies, el sitio RL2 fue significativamente mayor al resto de los sitios (Cuadro 3). Los resultados de BA y BS por sitio serán descritos más adelante.

Variación por temporalidad de secas-lluvias y asociación con especies y sitios de muestreo

En el ACP se observa que los dos primeros componentes explicaron 46% de la varianza acumulada. El primero muestra un gradiente de intensidad de forrajeo y las variables de especies de mayor peso fueron *Bacopa monnieri, Echinochloa colona* (L.) Link e *Hydrocotyle verticillata* Thunb. (asociadas positivamente), así como *Hymenachne amplexicaulis, Pontederia sagittata*, *Ludwigia octovalvis* (Jacq.) P.H. Raven *y Paspalum* sp. (asociadas negativamente). Esta última especie apareció solo en RL2 y en un muestreo. En el segundo el mayor peso correspondió a *Cyperus articulatus* asociada de manera positiva y *Lemna minor* L. y *Nymphaea ampla* (Salisb.) DC. asociadas negativamente (Figura 2). Ambas espe-

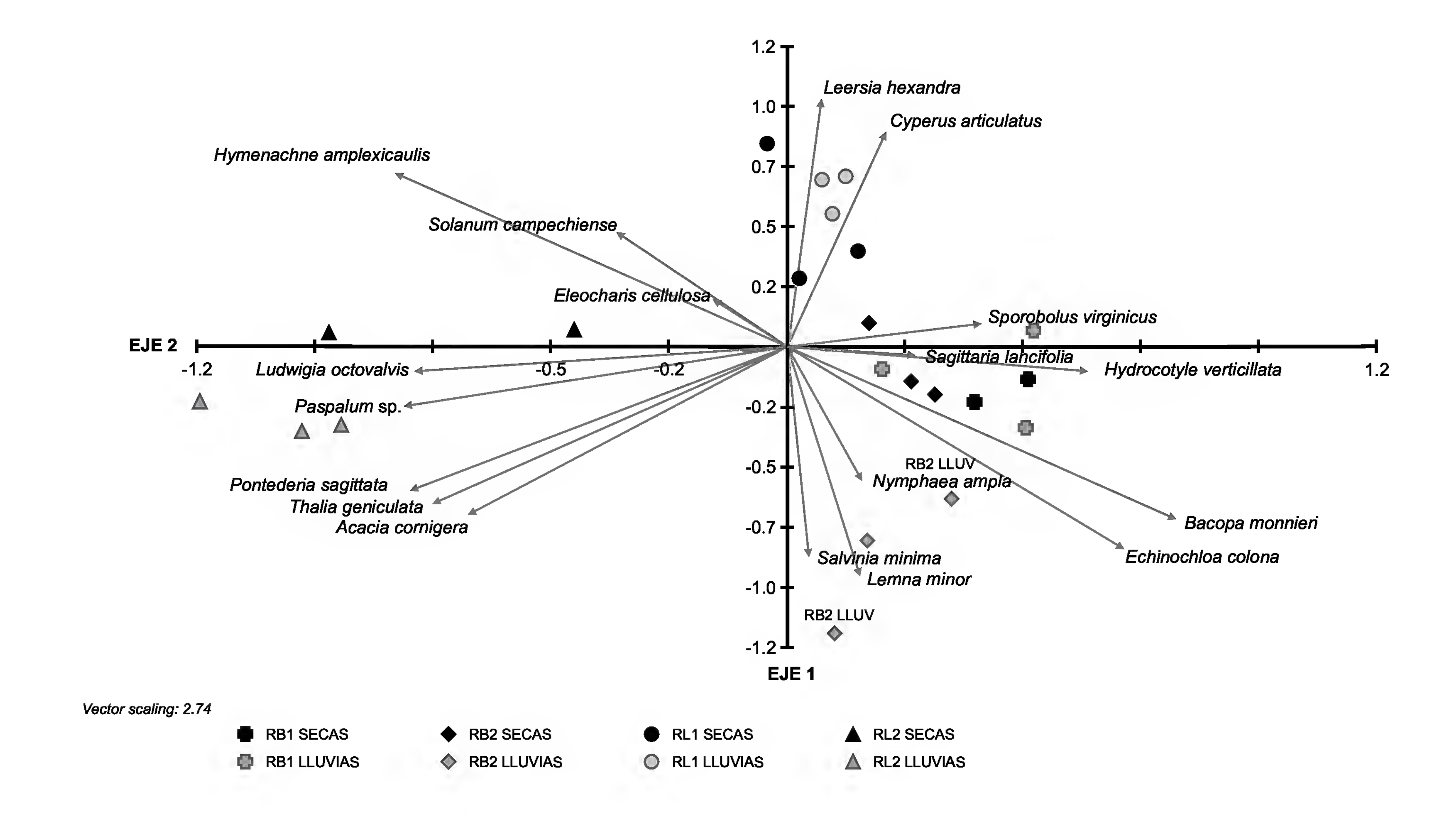


Figura 2: Asociación de las cuatro localidades de estudio (casos) con 18 especies (variables) con respecto a los dos componentes principales. Los dos componentes principales explican 46% de la variación. Sobre el primer componente se establece un gradiente de intensidad de forrajeo con los sitios de mayor intensidad en el extremo izquierdo (RL2). Dentro de cada sitio las épocas del año tienden a separarse sobre el eje dos en función de la temporalidad de secas-lluvias, excepto para el sitio RL1.

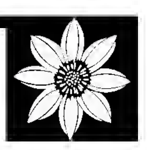
cies solo aparecieron en la temporada de lluvias, y la primera únicamente en RB2.

Según el índice de Shannon, la diversidad de especies fue mayor en lluvias en todos los sitios, aunque las diferencias solo fueron significativas en RB2 (Secas H'=0.98, Lluvias H'=1.83) y en RL2 (Secas H'=1.8, Lluvias H'=2.37). El índice de equidad de Pielou reflejó que todos los sitios presentaron un mayor índice en lluvias; sin embargo, solo en RB1 y RB2 las diferencias fueron significativas. La riqueza media de especies fue mayor en lluvias en todos los sitios, aunque solo en RB1 las diferencias no fueron significativas (Cuadro 4).

Las especies que incrementaron su VIR y se vieron beneficiadas en los cuatro sitios durante la temporada de lluvias fueron *Sagittaria lancifolia* y *Eleocharis cellulosa* (Cuadro 5). En los sitios RB1 y RB2, la especie que incrementó su VIR en esta temporada fue *Bacopa monnieri* (RB1 Secas 47.6, Lluvias 68.92; RB2 Secas 30.55, Lluvias 56.36), al igual que lo hicieron *Hymenachne amplexicaulis* (Secas 52.31, Lluvias 86.9), *Cyperus articulatus* (Secas 11.34, Lluvias 52.08) en RL1, y *Thalia geniculata* (Secas 41.89, Lluvias 58.33) en RL2. Se encontraron especies que solo estuvieron presentes durante la temporada de lluvias como el pasto *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth en RB1, y *Lemna minor, Nymphaea ampla* y *Pontederia sagittata* en RB2. Durante la temporada de secas la especie más importante en RB1 fue *Echinochloa colona* (Secas 90.27, Lluvias 35.87), mientras que en RB2 esta misma se presentó constante durante todo el año con un VIR alto (Secas 85, Lluvias 88). El pasto *Leersia hexandra* Sw. en RL1 presentó un VIR alto durante todo el año (Secas 67.36, Lluvias 63.64), y en RL2 la gramínea *Hymenachne amplexicaulis* se encontró asociada a la

Cuadro 4: Diversidad de especies (índice de Shannon - H'), riqueza de especies, biomasa aérea (BA) y biomasa subterránea (BS) por temporadas (Secas-Lluvias) en cada uno de los sitios de muestreo en el municipio de Alvarado, Veracruz, México. En el caso del índice de Shannon, se indica el valor de éste (H') y la muestra (S). Se indica la media ± 1EE al aplicarse la prueba de t pareada y se muestra la mediana y los percentiles (25-75%) en los casos donde se aplicó la prueba de Rango de Wilcoxon. Valores con la misma letra son estadísticamente iguales con p>0.05.

	RB1			RB2		
Característica	Secas	Lluvias		Secas	Lluvias	
Índice de diversidad	S=7, H'=1.57a	S=7, H'=1.81a	*z=0.88 p=0.37*	S=5, H'=0.98a	S=10, H'=1.83b	z=2.67 p= 0.00
Índice de equidad	J'=0.92a	J'=0.98b	*z*=2.53 p=0.01	J'=0.68a	J'=0.98b	*z*=2.66 p=0.00
Riqueza de especies	4.5(3.25-5)a	5(4-5) a	*z*=1.7 p=0.08	2(1-2) a	4(3-4)b	*z*=3.32 p=0.00
BA ($g\ m^{-2}$)	820±196a	500±48.3a	*t*=1.52 p=0.18	185.37±62.7a	520.5±142b	*t*=-2.39 p=0.04
BS ($g\ m^{-2}$)	23.7±1.7a	21.22±1.3a	*t*=2.17 p=0.06	13.65±2.62a	19.41±0.76b	*t*=-3.21 p=0.01
BA:BS	34.06±7.55a	24.13±3.34a	*t*=1.19 p=0.27	15.21(0-18)a	19.25(11.8-57.1)b	*z*=2,24 p=0.02
	RL1			RL2		
Característica	Secas	Lluvias		Secas	Lluvias	
Índice de diversidad	S=8, H'=1.52a	S=6, H'=1.54a	*z*=1.01 p=0,311	S=10, H'=1.8a	S=15, H'=2.37b	z=2.09 p=0.03
Índice de equidad	J'=0.89a	J'=0.99a	*z*=1.19 p=0.23	J'=0.78a	J'=0.97a	*z*=1.75 p=0.07
Riqueza de especies	2(2-2)a	3(3-4)b	*z*=3.03 p=0.00	2(2-3.75)a	3.5(3-4)b	*z*=2.81 p=0.00
BA ($g\ m^{-2}$)	730.7±108.3a	470.6±118a	*t*=4.74 p=0.00	242.25±84.6a	578±57.8b	*t*=-3.54 p=0.00
BS ($g\ m^{-2}$)	14.78±1.43a	13.46±1a	*t*=0.55 p=0.59	7.82±1.16a	9.77±1a	*t*=-1.54 p=0.16
BA:BS	54.09±8.64a	35.21±7.38a	*t*=2.23 p=0.06	29.49±9.96a	62.92±11.51b	*t*=-2.41p=0.04



Cuadro 5: Valor de importancia relativa (VIR) de cada especie por temporalidad de secas-lluvias para los cuatro sitios de muestreo en el municipio de Alvarado, Veracruz, México. Se indica la media ± 1 EE del Valor de Importancia Relativa. Las especies con asterisco (*) solo se presentaron en una temporada.

	Secas	Lluvias		Secas	Lluvias
Especie	RB1		Especie	RL1	
Sagittaria lancifolia L.	78.04±3.46	76.28±6.34	*Eleocharis cellulosa* Torr.	61.88±12.63	76.6±7.62
Eleocharis cellulosa Torr.	59.84±8.38	83.53±3.27	*Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Ness	52.31±27.7	86.9±1.02
Hydrocotyle verticillata Thunb.	65.83±1.71	72.71±1.98	*Sagittaria lancifolia* L.	21.06±1.85	51.59±8.54
Bacopa monnieri (L.) Wettst.	47.6±2.93	68.92±5.56	*Cyperus articulatus* L.	11.34±11	52.08±6.9
Sporobolus virginicus (L.) Kunth*	0	51±16.67	*Leersia hexandra* Sw.	67.36±11.46	63.64±15.02
Echinochloa colona (L.) Link	90.27±3.02	35.87±30			
Especie	RB2		Especie	RL2	
Echinochloa colona (L.) Link	85.09±7.39	88.19±4.16	*Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Ness	76.54±1.31	68.05±8.33
Thalia geniculata L.	19.21±10.06	17.01±16	*Ludwigia octovalvis* (Jacq.) P.H. Raven	50.15±0.9	41.66±1.38
Eleocharis cellulosa Torr.	27.54±14.4	64±5.9	*Thalia geniculata* L.	41.89±1.15	58.33±1.38
Bacopa monnieri (L.) Wettst.	30.55±15.36	56.36±11.68	*Eleocharis cellulosa* Torr.	38.88±4.86	53.47±10.41
Sagittaria lancifolia L.	13.42±6.9	34.02±0.1	*Sagittaria lancifolia* L.	20.83±11.47	28.81±5.9
Lemna minor L. *	0	52±12.5	*Pontederia sagittata* C. Presl	35.87±1.85	36.8±2.77
Nymphaea ampla (Salisb.) DC. *	0	41.31±1.73			
Pontederia sagittata C. Presl *	0	31.25±8.33			

temporada de secas con VIR más alto que en lluvias (Secas 76.54, Lluvias 68) (Cuadro 5).

Variación entre tratamientos y asociación con las especies y sitios de muestreo

El segundo ACP que se realizó para los tratamientos explicó 32% de la varianza entre los dos primeros componentes siendo éstos los más importantes. Las variables de mayor peso en el primer componente fueron las especies *Bacopa monnieri, Echinochloa colona, Hydrocotyle verticillata* y *Sagittaria lancifolia* (asociadas positivamente) y *Ludwigia octovalvis*, *Hymenachne amplexicaulis* y *Paspalum* sp. (asociadas negativamente). En el segundo componente los mayores pesos correspondieron a *Thalia geniculata* y *Gomphrena hispida* L., asociadas positivamente, e *Hymenachne amplexicaulis* y *Eleocharis cellulosa* asociadas negativamente (Figura 3).

La riqueza media de especies fue significativamente mayor en el tratamiento "sin ganado" en todos los sitios excepto RB2. No se observaron diferencias en cuanto al índice de diversidad de Shannon e índice de equidad de Pielou entre los tratamientos (Cuadro 6). En el ACP se observa que las especies que se asocian al tratamiento "sin ganado" en el sitio RB1 fueron *H. verticillata, S. lancifolia*, y *B. monnieri,* presentaron diferencias significativas en cuanto al VIR solo las dos últimas especies mencionadas; en el sitio RB2 fueron *B. monnieri* y *L. minor*; en el sitio RL1 fueron *L. hexandra*, *C. articulatus* y *E. cellulosa*, presentando diferencias significativas en el VIR solo la primera especie; y en el sitio RL2 se observa la presencia exclusiva de *H. amplexicaulis* en este tratamiento. En cuanto al tratamiento "con ganado", en RB1 se observa como la gramínea *S. virginicus* es exclusiva de este tratamiento, mientras que en RB2 *E. colona* se asocia

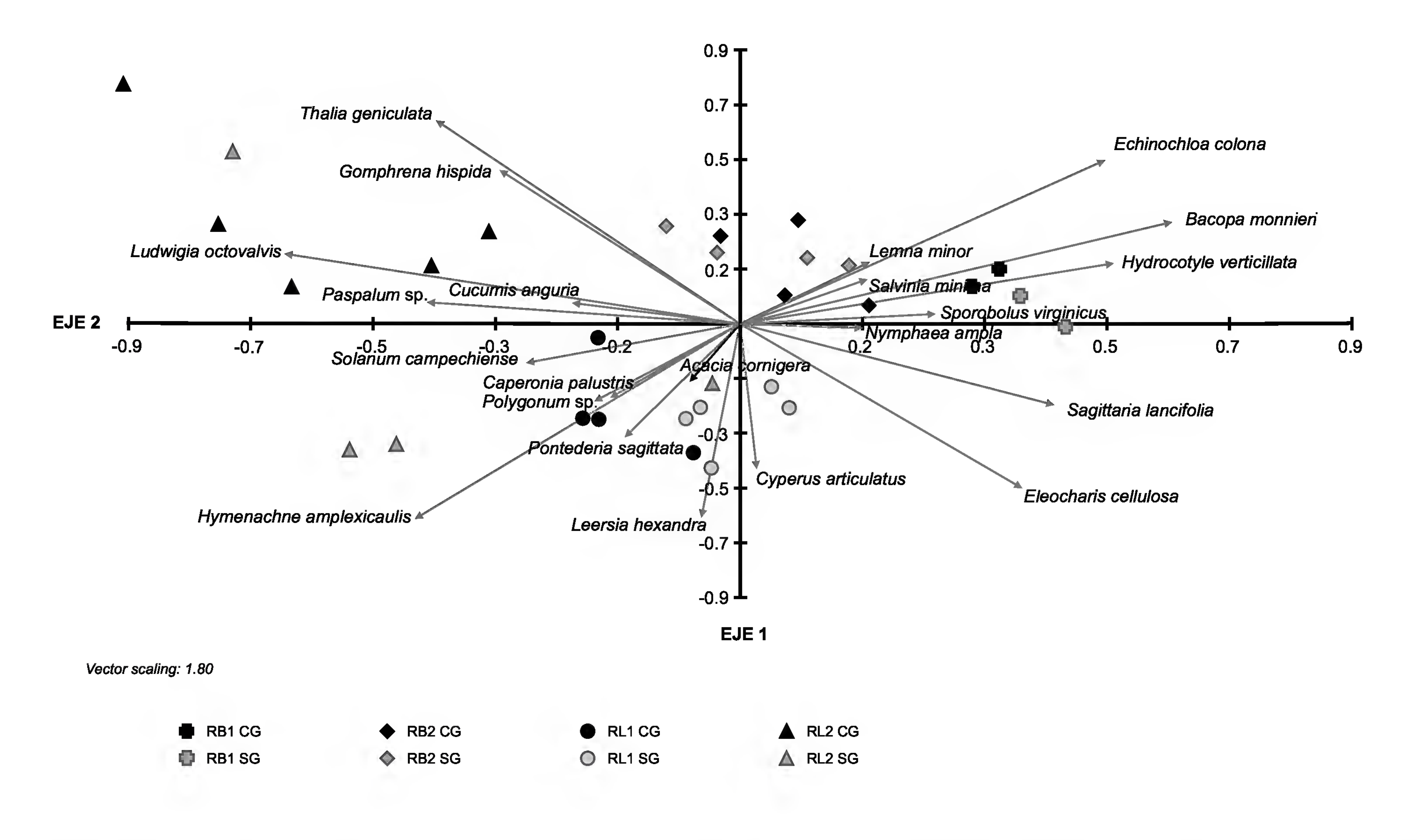


Figura 3: Asociación de las cuatro localidades de estudio (casos) con respecto a los dos componentes principales. Dentro de cada localidad hay tratamientos "sin ganado" SG (color gris) y "con ganado" CG (color negro). Como variables se utilizaron 22 especies. Los dos componentes principales explican 32% de la variación.

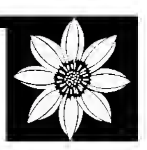
a la presencia del ganado presentando un VIR mayor, sin embargo, las diferencias no fueron significativas. En RL1, *H. amplexicaulis* se encuentra asociada a este tratamiento, y en RL2 las especies asociadas al ganado fueron especies como *L. octovalvis, G, hispida, C. anguria y Paspalum* sp. (Figura 3, Cuadro 7).

Biomasa por sitio, por temporalidad de secas-lluvias y tratamiento

En el sitio RB2 la BA (352.9 g m^{-2}) fue significativamente menor que en RB1 (660 g m^{-2}) y en RL1 (600g m^{-2}). Con respecto a la BS, en RB1 (23.5g m^{-2}) hubo mayor cantidad de ésta con respecto a los demás sitios y RL2 (9.385g m^{-2}) resultó menor estadísticamente a los sitios restantes (Cuadro 3). Con respecto a la relación BA:BS, RB2 (15.81) fue significativamente menor en comparación con RL1 (39.4) y RL2 (43.11). En cuanto a la temporalidad, en el sitio RB2 en lluvias la cantidad de BS, BA y la relación BA:BS fueron mayores. En RL2 solo BA y la relación BA:BS fueron mayores estadísticamente en esta misma temporada (Cuadro 4). En los tratamientos "con ganado" y "sin ganado", no hubieron diferencias significativas en cuanto a la BA; sin embargo, en cuanto a la BS, ésta fue mayor en las parcelas "sin ganado" en RB1 (Cuadro 6).

Discusión

La composición florística de los cuatro humedales herbáceos de Alvarado en la costa centro oeste del Golfo de México, estudiados en el presente trabajo, se está viendo afectada negativamente por la carga ganadera (dos cabezas de ganado por ha o más). Los resultados indican que el gradiente de transformación encontrado entre los sitios de muestreo se debe a las diferencias de manejo, tanto en carga animal como en el tiempo de permanencia en el predio, y esto a su vez causa alteración en la estructura vegetal. Se observa que RB1, sitio con menor carga animal, fue el más conservado debido a que las especies presentes son principalmente



Cuadro 6: Diversidad y riqueza de especies, biomasa aérea (BA) y biomasa subterránea (BS) tomadas en las parcelas de cada uno de los sitios de estudio, de acuerdo al tratamiento ganadería ("sin ganado" y "con ganado") en el municipio de Alvarado, Veracruz, México. En el caso del índice de Shannon, se indica el valor de éste (*H'*) y la muestra (S). Se indica la media ± 1EE al aplicarse la prueba de *t* pareada y se muestra la mediana y los percentiles (25-75%) en los casos donde se aplicó la prueba de Rango de Wilcoxon. Valores con la misma letra son estadísticamente iguales con *p*>0.05.

	RB1			RB2		
Característica	Sin ganado	Con ganado		Sin ganado	Con ganado	
Índice de diversidad	S=8, *H'*=1.8a	S=8, *H'*=1.8a	*z*=1.19 p=0.23	S=8, *H'*=1.5a	S=8, *H'*=1.5a	*z*=0.28 p=0.77
Índice de equidad	*J'*=0.97a	*J'*=0.96a	*z*=1.64 p=0.1	*J'*=0.95a	*J'*=0.95a	*z*= 0.8 p=0.42
Riqueza de especies**	5(4-5)a	4(3-5)b	z=2.37 p=0.01	2(1-4)a	2(1-3)a	z=0.08 p=0.93
BA (g m⁻²) *	724.2±212a	595.8±44.3a	*t*=0.59 p=0.57	240.12±52.7a	365.12±104.78a	*t*=-1.99 p=0.08
BS (g m⁻²)*	26.71±1.99a	20.29±1.13b	*t*=4.04 p=0.00	18.02±2.48a	16.15±1.12a	*t*=0.73 p=0.47
BA:BS*	19.25(14.2-37.7)a	28.33(21.7-41)a	*z*=1.26 p=0.2	9.56(0-15.8)a	20.56(16.4-57)b	*z*=2.52 p=0.01
	RL1			RL2		
Característica	Sin ganado	Con ganado		Sin ganado	Con ganado	
Índice de diversidad	S=7, *H'*=1.6a	S=7, *H'*=1.4a	z=1.24 p=0.21	S=15, *H'*=2.1a	S=11, *H'*=2a	z=0.72 p=0.46
Índice de equidad	*J'*=0.98a	*J'*=0.983a	*t*=1 p=0.31	*J'*=0.95a	*J'*=0.95a	*z*=1.32 p=0.18
Riqueza de especies**	3(2-3)a	2(1.2-3)b	z=2.54 p=0.01	3.5(2-4)a	2.5(1-3)b	z=2.88 p=0.00
BA (g m⁻²) *	628.8±142.9a	572.5±99.2a	*t*=0.27 p=0.78	462.12±75.42a	358.6±110.18a	*t*=0.89 p=0.40
BS (g m⁻²)*	14.77±1.02a	12.42±1.37a	*t*=1.45 p=0.16	8.3±0.8a	10.4±1.3a	*t*=-1.47 p=0.15
BA:BS*	45.05±11.18a	53.5±13.93a	*t*=-0.4 p=0.69	56.16±10.16a	36.25±13.42a	*t*=1.12 p=0.29

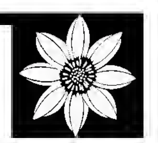
nativas del humedal estuvieron constantes a lo largo del año con altos VIRs (arriba de 50) y presentaron equidad en cuanto a la proporción de su abundancia según el índice de Pielou (0.95) (Cuadro 3). Las especies a las que nos referimos y que se han documentado como propias de humedales son *Bacopa monnieri, Hydrocotyle verticillata, Sagittaria lancifolia* y *Eleocharis cellulosa* (Moreno-Casasola et al., 2010). Estas últimas dos fueron las únicas especies compartidas en los cuatro sitios de muestreo, y principalmente *Sagittaria lancifolia* se encontró en mayor abundancia en las localidades menos perturbadas. Se ha reportado que esta especie es sensible a la presencia de algunas gramíneas exóticas como *Echinochloa pyramidalis* (Lam.) Hitchc. & Chase (López Rosas et al., 2010), la cual no se encuentra en nuestros sitios de muestreo, pero sí se reportó a *Echinochloa colona* que podría estar jugando el mismo papel, ya que está considerada como una especie exótica e invasora (Hanan y Mondragón, 2009). Durante la temporada de secas el índice de equidad de Pielou fue significativamente menor que en lluvias, lo que indica que hay una especie dominante la cual es *Echinochloa colona* según los resultados del VIR por temporalidad (Cuadro 4 y 5). Sin embargo, el crecimiento de esta especie puede estar siendo controlado por la entrada de agua durante la temporada de lluvias y el régimen de inundación que permanece constante durante el año, y por tanto no se ve afectado el crecimiento de *Sagittaria lancifolia.* Esto coincide con los resultados del trabajo de López Rosas y Moreno-Casasola (2012), quienes encontraron que la competencia entre *Echinochloa pyramidalis* y *Sagittaria lancifolia* era asimétrica en diferentes condiciones de inundación. Por ejemplo, en cuadrantes en donde el suelo se encontraba seco se veía favorecido el cre-

Cuadro 7: Valor de importancia relativa (VIR) de las especies más representativas para los cuatro sitios de muestreo en el municipio de Alvarado, Veracruz, México. Estos valores se presentan para el tratamiento ganadería ("sin ganado" y "con ganado"). Se indica la media ± 1EE al aplicarse la prueba de *t* pareada y se muestra la mediana y los percentiles (25-75%) en los casos donde se aplicó la prueba de rango de Wilcoxon. Valores con la misma letra son estadísticamente iguales con p>0.05. Las especies que no presentan asterisco (*), solo aparecieron en uno de los tratamientos y no se pudo realizar prueba estadística.

Especie	RB1 Sin ganado	Con ganado	Estadístico
Sagittaria lancifolia L.	83.33(81.9-83.3)a	63.42(63.42-81.9)b	*z*=2.03, p=0.04
Eleocharis cellulosa Torr.	76.85±7.3a	60.83±9.31a	*t*=2.5, p=0.06
Hydrocotyle verticillata Thunb.	71.66±3.33a	65.55±3.17a	*t*=1.23, p=0.28
Echinochloa colona (L.) Link	79.16(32-93)a	90.27(39-93)a	*z*=1.46, p=0.14
Bacopa monnieri (L.) Wettst.	63.51±5.8a	48.05±6.86b	*t*=3.47, p=0.02
Sporobolus virginicus (L.) Kunth*	0	28±39.31	
	RB2		
Echinochloa colona (L.) Link	80.55±7.77a	91.94±1.83a	*t*=-1.61, p=0.18
Eleocharis cellulosa Torr.	39.72±17.7a	31.94±13.5a	*t*=0.41, p=0.69
Bacopa monnieri (L.) Wettst.	61.11(0-72)a	0(0-54)a	*z*=1.09, p=0.27
Thalia geniculata L.	12.77±8.25a	12.77±8.25a	*t*=0, p=1
Pontederia sagittata C. Presl*	15±9.55	0	
Lemna minor L.*	20.5±12.59	0	
	RL1		
Eleocharis cellulosa Torr.	67.91±6.42a	45.27±18.69a	*t*=1.2, p=0.29
Hymenachne amplexicaulis (Rudge) Ness	47.5±20.02a	67.22±17.81a	*t*=-1.16, p=0.31
Leersia hexandra Sw.	73.05±9.51a	40±17.1b	*t*=3.45, p=0.02
Cyperus articulatus L.	22.45±14.18a	18.05±11.16a	*t*=0.31, p=0.76
Sagitaria lancifolia L.*	36.8±6.06	0	
	RL2		
Hymenachne amplexicaulis (Rudge) Ness	93(81.25-97)a	0(0-59.7)b	*z*=2.02, p=0.04
Ludwigia octovalvis (Jacq.) P.H. Raven	52.77(0-55.5)a	56.94(51.3-67.36)a	*z*=1.46, p=0.14
Ambrosia psilostachya DC.	23.33±14.52a	26.29±16.73a	*t*=-1.27, p=0.32
Paspalum sp.	23.33±14.31a	29.44±18.16a	*t*=-1.12, p=0.32
Pontederia sagittata C. Presl *	42.5±1.36	0	
Sagitaria lancifolia L.*	30.27±8.5	0	
Eleocharis cellulosa Torr.*	51.11±4.5	0	

cimiento de *Echinochloa* P. Beauv. y en cuadrantes en donde el suelo se mantenía inundado, el crecimiento de la gramínea era limitado y dominaba *Sagittaria* L.

El sitio RB2 fue el más conservado después de RB1. La mayoría de las especies de este sitio son propias de un humedal herbáceo; sin embargo, el pasto exótico



Echinochloa colona fue el único que presentó un VIR alto durante todo el año (86%) en comparación a todas las demás que no obtuvieron más de 42%. Es probable que las condiciones de disturbio de este sitio (pisoteo del ganado y sequía) estén favoreciendo el crecimiento de esta especie (Mejía-Saulés y Aranda, 1992) lo que limita el crecimiento de las especies propias del humedal, que durante la época de lluvias claramente se ven favorecidas (López Rosas et al., 2010). Los sitios RL1 y RL2 son los que más difieren de un humedal herbáceo conservado. En ambos sitios la carga animal es mayor y además el ganado permanece por más tiempo. Esto podría tener como consecuencia una mayor compactación del suelo y modificaciones en la hidrología y por tanto se favorece el crecimiento de especies exóticas y se inhibe el de las especies nativas del humedal. Además, los sitios RB1 y RB2 contienen más materia orgánica debido al tipo de suelo, mientras que RL1 y RL2 carecen de ésta (Rodríguez-Medina y Moreno-Casasola, 2013).

Además del manejo ganadero, otro factor que influye en el nivel de impacto y en el cambio de la vegetación es la variación estacional. En dos de los cuatro sitios se observa mayor diversidad y en tres sitios mayor riqueza vegetal en lluvias (Cuadro 4), lo que sugiere que el régimen de inundación está determinando el crecimiento de especies propias del humedal (Hess et al., 2003). Sin embargo, algunos autores mencionan que, tanto en humedales como en otros ecosistemas, la riqueza de especies aumenta al inicio de la temporada de lluvias, debido al crecimiento de especies facultativas que aprovechan situaciones medias de disturbio, cambios en el hidroperíodo y nuevas condiciones de humedad. Esto podría estar sucediendo en RB2 y RL1, pero sobre todo en RL2, que fue el que presentó mayor riqueza de especies. En estos sitios, al inicio de la temporada de lluvias se registra un incremento en el número de especies no nativas del humedal; sin embargo, conforme avanza la temporada de lluvias, los niveles de inundación se elevan y la riqueza de especies disminuye debido a que muchas plantas ruderales no soportan las condiciones de inundación, y generalmente se mantienen especies que son tolerantes a estos ambientes, como son las hidrófitas (Pollock et al., 1998; Weiher, 2003; Travieso-Bello et al., 2005). En humedales perturbados en donde la hidrología ha sido modificada y el sitio permanece menor tiempo inundado (como el sitio RL2), la riqueza de especies nativas decrece e incrementa la de especies facultativas que suelen estar presentes durante todo el año, únicamente con variaciones en su abundancia (Grace y Pugesek, 1997; Travieso-Bello et al., 2005).

Algunas de las especies nativas de los humedales y otras introducidas desarrollan estrategias para tolerar las condiciones de inundación o sequía. En el presente trabajo es importante conocer algunas de estas adaptaciones para entender la permanencia o ausencia de las especies en los sitios. Por ejemplo, los estudios realizados por Busch et al. (2004) y Baksh y Richards (2006) mencionan que, bajo condiciones críticas de inundación, los brotes jóvenes de *Eleocharis cellulosa* al entrar en contacto con el agua crecen más rápido y producen tallos más gruesos y altos, generando una mayor biomasa aérea en relación con la biomasa subterránea. En secas, estos brotes mueren, pero la especie puede soportar largos períodos de estiaje y producir nuevos brotes, aunque con crecimiento más lento. El hecho de que *Eleocharis cellulosa* haya presentado un VIR bajo en todos los sitios en la temporada de secas comparado con lluvias puede deberse a lo mencionado anteriormente y también a que ésta es una especie de mayor palatabilidad para el ganado, el cual tiene mayor presencia en secas (Rosen et al., 2008). También se encontraron en los sitios tres especies de gramíneas dominantes: *Hymenachne amplexicaulis, Leersia hexandra* y *Echinochloa colona.* La primera es una especie nativa pero invasora (especie translocada) (Hill, 1996; Houston y Duivenvoorden, 2003; Gordon et al., 2007) y se utiliza como forrajera de alta calidad. Su éxito reproductivo se basa en que es estolonífera con culmos que se dispersan sobre el suelo húmedo o flotan en la superficie del agua, a partir de los cuales producen raíces y forman densas colonias (Mejía-Saulés y Aranda, 1992), requiriendo de la temporada de secas para establecerse (Hill, 1996). Los sitios RL1 y RL2 presentan ambos escenarios, y en secas la planta logra establecerse ya que el sitio no se encuen-

tra saturado en agua debido a la compactación del suelo originada por la ganadería, mientras que en lluvias el sitio se inunda logrando que la planta se disperse y se reproduzca con éxito. Esto explica por qué *Hymenachne amplexicaulis* fue tan exitosa en RL2 y RL1. En este último sitio, además de esta especie también se presentó *Leersia hexandra*, especie nativa pero invasora, que además es un pasto forrajero de primera calidad utilizado en el pastoreo, muy común en zonas inundables y puede tolerar hasta un metro de inundación (Mejía-Saulés y Aranda, 1992). Esta especie presentó un VIR alto durante todo el año, lo que sugiere que es muy plástica, con capacidad de adaptación a la sequía e inundación.

La tercera gramínea presente en los sitios fue *Echinochloa colona*, un pasto exótico que habita en lugares húmedos de regiones tropicales y subtropicales, y que a diferencia de *Hymenachne amplexicaulis* solo tolera parcialmente las inundaciones. Prefiere la temporada de estiaje y tiene la capacidad de adaptarse a suelos pobres en nutrientes (Mejía-Saulés y Aranda, 1992; Calderón y Rzedowski, 2004). Esta especie estuvo presente en RB1 y RB2 siendo más importante en el segundo sitio, en donde no se presentaron diferencias en el VIR entre secas y lluvias. Esto se puede deber a que es un sitio que no está inundado o saturado todo el año y además la carga animal es elevada, lo que se traduce en mayor pisoteo del ganado y mayor compactación. Esto podría indicar que es un suelo pobre en nutrientes, lo cual favorece el establecimiento de *Echinochloa colona* durante todo el año. A diferencia de RB2, en RB1 el VIR de esta especie fue mucho más alto en secas que en lluvias, lo que coincide con lo mencionado anteriormente por Mejía-Saulés y Aranda (1992) de que tolera parcialmente las inundaciones y prefiere la época de estiaje.

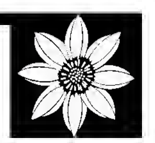
Se ha reportado que en los humedales de agua dulce del sureste de México la introducción de gramíneas y las prácticas ganaderas han causado pérdida de la biodiversidad, ya que muchas de las especies nativas son reemplazadas por las introducidas y las prácticas ganaderas no les permiten mantenerse en el sitio (Travieso-Bello et al., 2005; López Rosas y Moreno-Casasola, 2012). De acuerdo a nuestros resultados esta situación puede estar presentándose en RB2, RL1 y RL2, ya que la ganadería ha favorecido que las tres gramíneas antes mencionadas (una de ellas exótica) dominen sobre las especies propias de los humedales.

Variación por tratamiento ("con ganado" y "sin ganado")

Se encontraron diferencias significativas entre sitios en cuanto a la carga animal, resultando ser RB1 (sitio más conservado y con poca carga animal), el sitio que presentó mayores características propias a las de un humedal conservado. Sin embargo, en cuanto al tratamiento las diferencias solo fueron significativas en la riqueza de especies y en BS en RB1. Por ejemplo, en las localidades de Río Limón en donde la riqueza fue significativamente mayor al excluir al ganado, se puede observar que las especies que se vieron favorecidas fueron básicamente las gramíneas y algunas ruderales como *Leersia hexandra, Hymenachne amplexicaulis, Ambrosia psilostachya* DC. y *Paspalum* sp. esto se debe a que, en áreas muy impactados por esta actividad, los humedales han perdido características intrínsecas del ecosistema, sobre todo en el componente suelo que es primordial para que la composición florística y la hidrología se mantengan. Las características del suelo que son afectadas por la ganadería son la capacidad de retención de agua, el espacio aéreo (porosidad), cantidad de materia orgánica y de micro y macro nutrientes (Rodríguez-Medina y Moreno-Casasola, 2013). Estas alteraciones traen como consecuencia que, aunque se excluya al ganado de la zona, las condiciones inicialmente son más favorables para especies dominantes como son las gramíneas y ruderales, limitando el crecimiento de la vegetación propia del humedal (Bantilan-Smith et al., 2009).

Biomasa

El hecho de que la cantidad de BA en RB1 fuera estadísticamente mayor en comparación con los otros sitios se debe a que muchas especies propias de humedales herbáceos, al verse sometidas a situaciones de anaerobiosis por inundación constante (sitio RB1 casi inundado todo



el año), aumentan su tamaño (por ejemplo, tallos más anchos y altos, y/u hojas más anchas), con lo que generan más aerénquima y pueden captar más oxígeno y transportarlo hacia las raíces (Moreno-Casasola y Wagner, 2009; Mitsch et al., 2009). Por ejemplo, López-Rosas y Moreno-Casasola (2012) encontraron que especies propias del humedal, como *Sagittaria lancifolia* y *Typha domingensis*, generaban una cantidad estadísticamente mayor de biomasa en condiciones de inundación que durante la temporada de secas, y observaron lo contrario con el pasto invasor *Echinochloa pyramidalis*. En el presente trabajo no se midió la biomasa por especie; sin embargo, en RB1 la especie de mayor VIR fue *Sagittaria lancifolia* (probablemente debido a las condiciones de inundación), lo que podría explicar las altas cantidades de BA (Cuadro 2).

En el caso de RL1 y RL2, donde también se obtuvieron grandes cantidades de BA, las especies nativas de los humedales no fueron dominantes, lo que se explica por la variación del hidroperíodo y a la elevada carga animal. Sin embargo, en estas localidades el pasto *Hymenachne amplexicaulis* fue abundante y se ha reportado que esta especie genera gran cantidad de biomasa aérea (Gordon y Feo, 2007), al igual que *Leersia hexandra,* gramínea que también estuvo presente en RL1 (Calderón y Rzedowski, 2004).

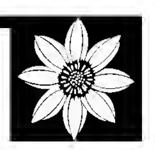
En cuanto a los tratamientos, se observa que en RB1, RL1 y RL2, la cantidad de BA fue mayor en el tratamiento "sin ganado"; sin embargo, las diferencias no son significativas estadísticamente. El incremento de BA en ausencia de ganado se debe a que la ausencia de herbivoría acumula mayor biomasa vegetal seca y en descomposición, y a que la fitomasa viva no es consumida por los herbívoros (Olff y Ritchie, 1998; Travieso-Bello et al., 2005; Menghi et al., 2011). Es importante mencionar que en el primer muestreo del tratamiento "sin ganado" del sitio RB2 hubo vandalismo y se robó el alambre de púas que rodeaba los cuadros, permitiendo el acceso de ganado al tratamiento y la presencia de herbivoría. Esto hecho pudo influir en la cantidad de BA encontrada en este sitio y en los resultados entre tratamientos. Otro aspecto importante a considerar es que la BA que se obtuvo al inicio del experimento fue cortada dentro de los cuadros a muestrear, y esto pudo tener un efecto inicial de herbívora, e influir en los resultados entre tratamientos. Sin embargo, en cuanto a temporadas (lluvias-secas) no afectó ya que sí se observaron diferencias estadísticamente significativas. La biomasa subterránea fue significativamente mayor en RB1 (sitio permanentemente saturado o inundado). Esto es común que suceda en humedales herbáceos en buen estado de conservación, ya que cuando algunas plantas de estos ecosistemas se encuentran en situaciones de anaerobiosis, la disponibilidad de nutrientes es limitada, estimulando que las plantas generen mayor cantidad de biomasa en las raíces, aumentando así su área y la capacidad de absorción (Ponnamperuma, 1972; Chapin, 1980; Trought y Drew, 1980). Además, en condiciones de anaerobiosis la descomposición de la materia orgánica es lenta, generando un incremento en la acumulación de raíces muertas en proceso de descomposición en el suelo (Richardson y Vepraskas, 2001). El hecho de que RL1 y RL2 fueran los sitios con menor cantidad de BS posiblemente se deba a que son sitios con mucha carga animal y por consecuencia con suelos compactados, por lo que las raíces tienen limitado su crecimiento (Unger y Kaspar, 1994) (Cuadro 3).

Como ya se mencionó anteriormente, la ganadería es una actividad que va en aumento debido a la demanda productiva que existe, al aumento del precio de la carne de res y a las necesidades económicas de los pobladores, lo que se ve reflejado en un incremento de terrenos destinados a esta actividad. Ecosistemas como los humedales que antes no se veían afectados, ahora lo están. Esta actividad de manera intensiva, además de perturbar negativamente la composición florística, afecta otros componentes sumamente importantes para el buen funcionamiento de los humedales, como son las propiedades fisicoquímicas del suelo y la hidrología (Rodríguez-Medina y Moreno-Casasola, 2013) y por tanto también se afectan servicios ecosistémicos dependientes de la porosidad del suelo como son el almacenamiento de carbono y agua en este componente (Campos et al., 2011). Sin embargo, existen estudios que mencionan que en diversos ecosistemas, incluyendo los humedales, la ganadería moderada, específi-

camente la herbivoría, funciona como control de especies dominantes (principalmente gramíneas) y favorece el crecimiento de las especies nativas. Con los resultados observados en este trabajo, coincidimos con esta idea de que los humedales herbáceos de agua dulce pueden conservar sus funciones ecológicas en presencia de la ganadería, siempre y cuando ésta sea de bajo impacto. Además, creemos que esta actividad de manera controlada puede favorecer a la diversidad de especies nativas de los humedales y limitar el crecimiento de los pastos forrajeros introducidos (Marty, 2005; Junk y da Cunha, 2012; Junk et al., 2014). Un ejemplo de esto es el humedal del sitio RB1. La idea sería moderar dos aspectos: 1) el tiempo en el que el ganado se encuentra en los humedales y 2) la carga animal. Podría considerarse también rotar el ganado más de una vez al año con el objetivo de dejar "descansar" el terreno y dar oportunidad a que la vegetación nativa se recupere. Otra práctica de manejo que se podría combinar con la ganadería de bajo impacto son pequeñas quemas controladas de bajas temperaturas (asegurando que no hay fuerte acumulación de material seco), ya que se ha reportado que se utilizan para frenar la reproducción vegetativa de especies invasoras (López Rosas et al., 2010). Sin embargo, habría que profundizar más en esta área y evaluar qué tanto estas pequeñas quemas podrían contribuir más a la recuperación del humedal o en su defecto perjudicarlo. En municipios como Tecolutla, Veracruz, se ha reportado de manera informal por los pobladores, que anualmente hay fuegos espontáneos en tulares, que son atendidos por los habitantes o autoridades correspondientes para evitar se propaguen a cultivos o caseríos, y que estas quemas no han afectado hasta el momento la presencia de las especies dominantes del humedal.

Concluimos de acuerdo a nuestros resultados obtenidos que: 1) la ganadería está teniendo un efecto negativo en tres de los humedales herbáceos muestreados y esto está relacionado con la carga animal y el tiempo de inundación. Con respecto a los tratamientos "con y sin ganado" por sitio en general no se observaron diferencias estadísticamente significativas; 2) La variación estacional está determinando la composición florística de cada sitio e influyendo en el nivel de impacto ganadero. Por tanto, retomamos la hipótesis y consideramos que una ganadería con una carga de una cabeza por hectárea permite conservar la composición de especies nativas del humedal y un crecimiento en biomasa aérea y subterránea de esta vegetación comparable a la de un humedal sin impacto ganadero. Los autores están conscientes de las limitaciones que el diseño experimental tiene para los resultados, por lo que se sugiere que para futuros estudios el tiempo de muestreo se extienda a dos o más años, para que las diferencias entre tratamientos con respecto a la composición florística y la biomasa sean más evidentes. También se recomienda que los cuadros cercados para excluir al ganado sean de mayor tamaño que 1 m², ya que con parcelas tan pequeñas hubo una fuerte presión de la ganadería externa. Cabe decir que este diseño podrá implementarse gracias a la información obtenida en el presente estudio. El hecho de no poder encontrar parcelas sin ganado, y que haya sido complicado encontrar parcelas sin menos de dos cabezas de ganado por ha, aun cuando en muchas zonas rurales del país con vegetación terrestre hay abandono de terrenos por ser improductivos, muestra la presión que está ejerciendo la ganadería en estos humedales. En la zona, a pesar de ser un sitio Ramsar, no hay Áreas Naturales Protegidas ni estaciones de campo donde se puedan montar experimentos a más largo plazo. Los resultados obtenidos pueden ser la base para convencer a algunos ganaderos locales de permitir usar una mayor superficie de su terreno, por varios años y contar con su apoyo para la protección de materiales asegurando que se impida la entrada del ganado.

Estos resultados, junto con los obtenidos en Brasil, son los primeros que se enfocan a obtener información sobre las implicaciones de la actividad ganadera en los humedales tropicales, una actividad ampliamente difundida en todos los continentes. Nuestros datos indican la necesidad de llevar a cabo experimentos más extensos, en distintos tipos de humedales y bajo diversos tipos de manejo, para poder dar recomendaciones que aseguren la sustentabilidad del funcionamiento del humedal, así como de una actividad económica fundamental para las zonas rurales del trópico húmedo.



Contribuciones de autores

PMC y KRM concibieron y diseñaron el estudio. KRM y CYA realizaron los muestreos. KRM realizó los análisis. KRM y PMC contribuyeron a la interpretación de los datos. KRM escribió el manuscrito con la revisión y crítica de PMC y CYA. Todos los autores contribuyeron a la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

Este trabajo fue apoyado con recursos del proyecto Nº 48247 CONACYT-CONAGUA (Consejo Nacional de Tecnología y Comisión Nacional del Agua), proyecto Nº 107754 CONACYT-SEMARNAT (Consejo Nacional de Tecnología y Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales), y el Instituto de Ecología A.C. Agradecemos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca de maestría otorgada al primer autor (CONACyT CVU 275430/Reg. becario 224618).

Agradecimientos

Agradecemos a Joaquín Cano y Gildardo Palacios por permitirnos instalar nuestros experimentos en sus terrenos, a Tiolino y Alberto Azua por la colaboración en el trabajo de campo, a Claudia Gallardo Hernández por la identificación de las gramíneas, y a Roberto Monroy Ibarra por la edición de las imágenes.

Literatura citada

Baksh, S. I. y J. H. Richards. 2006. An architectural model for *Eleocharis*: morphology and development of *Eleocharis cellulosa* (Cyperaceae). American Journal of Botany 93(5): 707-715. DOI: http://dx.doi.org/10.3732/ajb.93.5.707

Bantilan-Smith, M., G. L. Bruland, R. A MacKenzie, A. R. Henry y C. R. Ryder. 2009. A comparison of the vegetation and soils of natural, restored, and created coastal lowland wetlands in Hawai'i. Wetlands 29(3): 1023-1035. DOI: http://dx.doi.org/10.1672/08-127.1

Busch, J., I. A. Mendelssohn, B. Lorenzen, H. Brix y S. L. Miao. 2004. Growth responses of the Everglades wet prairie species *Eleocharis cellulosa* and *Rhynchospora tracyi* to water level and phosphate availability. Aquatic Botany 78(1): 37-54. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2003.09.002

Calderón, G. y J. Rzedowski. 2004. Manual de malezas de la región de Salvatierra, Guanajuato. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes XX: 1-315.

Campos Cascaredo, A., M. E. Hernández, P. Moreno-Casasola, E. Cejudo Espinosa, A. Robledo Ruiz y D. Infante Mata. 2011. Soil water retention and carbon pools in tropical forested wetlands and marshes of the Gulf of Mexico. Hydrological Sciences Journal 56(8): 1-19. DOI: http://dx.doi.org/10.1080/02626667.2011.629786

Cejudo, E y A. Capistrán. 2009. Metodología para medir la productividad subterránea. In: Moreno-Casasola, P. y B. Warner (Eds.). Breviario para describir, observar y manejar humedales. Serie Costa Sustentable no 1. RAMSAR, Instituto de Ecología, A.C., Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), US Fish and Wildlife Service, US State Department. Xalapa, México. Pp. 265-268.

Chapin, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 233-260. DOI: http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.001313

Contreras-Espinosa, F. y B. G. Warner. 2004. Ecosystem characteristics and management considerations for coastal wetlands in Mexico. Hydrobiologia 511(1): 233-245. DOI: http://dx.doi.org/10.1023/B:HYDR.0000014097.74263.54

Costanza, R., O. Pérez-Maqueo, M. L. Martínez, P. Sutton, S. J. Anderson y K. Mulder. 2008. The value of coastal wetlands for hurricane protection. AMBIO: A Journal of the Human Environment 37(4): 241-248. DOI: http://dx.doi.org/10.1579/0044-7447(2008)37[241:TVOCWF]2.0.CO;2

Crawley, M. J. 2014. Statistics: an introduction using R. John Wiley and Sons. London, UK.

Dorrough, J., C. Moxham, V. Turner y G. Sutter. 2006. Soil phosphorus and tree cover modify the effects of livestock grazing on plant species richness in Australian grassy woodland. Biology Conservation 130(3): 394-405. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2005.12.032

Dupré, C. y M. Diekmann. 2001. Differences in species richness and lifehistory traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. Ecography 24(3): 275-286. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0587.2001.tb00200.x

Durant, D., M. Tichit, E. Kerneis y H. Fritz. 2008. Management of agricultural wet grasslands for breeding waders: integrating ecological and livestock system perspectives-a review. Biodiversity Conservation 17(9): 2275-2295. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/s10531-007-9310-3

Gordon, E. y Y. Feo. 2007. Dinámica de crecimiento de *Hymenachne amplexicaulis* en un humedal herbáceo en el Estado Miranda (Venezuela). Growth dynamics of *Hymenachne amplexicaulis* in a herbaceous wetland in Miranda state (Venezuela). Acta Botánica Venezuelica 30(1): 1-18.

Gordon, E., Y. Feo y L. Suárez. 2007. Efecto de la profundidad del agua sobre el crecimiento y biomasa de *Hymenachne amplexicaulis* en un humedal (estado Miranda, Venezuela). Revista de la Facultad de Agronomía de La Universidad del Zulia 24(1): 214.

Grace, J. B. y B. H. Pugesek. 1997. A structural equation model of plant species richness and its application to a coastal wetland. American Naturalist 149(3): 436-460.

Hanan, A. M y J. Mondragón. 2009. Malezas de México. Ficha *Echinochloa colona*. http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/poaceae/echinochloa-colona/fichas/ficha.htm (consultado agosto de 2016).

Hess, L. L., J. M. Melack, E. M. Novo, C. C. Barbosa y M. Gastil. 2003. Dual-season mapping of wetland inundation and vegetation for the central Amazon basin. Remote Sensing of Environment 87(4): 404-428. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.rse.2003.04.001

Hill, K. U. 1996. *Hymenachne amplexicaulis*: a review of the literature and summary of work in Florida. University of Florida Extension. http://www.naples.net/~kuh/hymen.htm (consultado octubre de 2016).

Houston, W. A. y L. J. Duivenvoorden. 2003. Replacement of littoral native vegetation with the ponded pasture grass *Hymenachne amplexicaulis*: effects on plant, macroinvertebrate and fish biodiversity of backwaters in the Fitzroy River, Central Queensland, Australia. Marine and Freshwater Research 53(8): 1235-1244. DOI: http://dx.doi.org/10.1071/MF01042

INEGI. 2005. Principales resultados por localidad 2005 (ITER). Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México, D.F. México. http://www.inegi.org.mx/sistemas/consulta_resultados/iter2005.aspx?c=27436&s=est (consultado septiembre de 2009).

INEGI. 2007. Censo ejidal Veracruz. Total de ejidos y comunidades según tipo de actividad agropecuaria o forestal. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México, D.F., México. http://www.inegi.org.mx/est/contenidos/proyectos/Agro/ca2007/Resultados_Ejidal/default.aspx (consultado noviembre de 2010).

Junk, W. J. y C. N. da Cunha. 2012. Pasture clearing from invasive woody plants in the Pantanal: a tool for sustainable management or environmental destruction? Wetland Ecoloy and Managemet 20(2): 111-122. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/s11273-011-9246-y

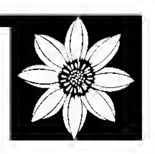
Junk, W. J., M. T. F. Piedade, R. Lourival, F. Wittmann, P. Kandus, L. D. Lacerda y A. A. Agostinho. 2014. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. Aquatic Conservation 24(1): 5-22. DOI: http://dx.doi.org/10.1002/aqc.2386

Landgrave, R. y P. Moreno-Casasola. 2012. Evaluación cuantitativa de la pérdida de humedales en México. Investigación ambiental 4(1): 19-35.

Liang, J., J. Buongiorno, R. A. Monserud, E. L. Kruger y M. Zhou. 2007. Effects of diversity of tree species and size on forest basal area growth, recruitment, and mortality. Forest Ecology and Management 243(1): 116-127. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2007.02.028

López Rosas, H., F. López-Barrera, P. Moreno-Casasola, G. Aguirre-León, E. Cázares-Hernández y L. Sánchez-Higueredo. 2010. Indicators of recovery in a tropical freshwater marsh invaded by an African grass. Ecological Restoration 28(3): 324-332. DOI: http://dx.doi.org/10.3368/er.28.3.324

López Rosas, H. y P. Moreno-Casasola. 2012. Invader versus natives: Effects of hydroperiod on competition be-



tween hydrophytes in a tropical freshwater marsh. Basic and Applied Ecology 13(1): 40-49. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2011.10.004

Manugistics. 1998. Statgraphics Plus. Standard edition. Rockville, Estados Unidos de América.

Marty, J. T. 2005. Effects of cattle grazing on diversity in ephemeral wetlands. Conservation Biology 19(5): 1626-1632. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00198.x

Mejía-Saulés, M. T. y P. D. D. Aranda. 1992. Gramíneas útiles de México. Cuadernos del Instituto de Biología 16: 30-36.

Menghi, M., N. Montani, N. Monaco, M. Herrera y M. Rosa. 2011. Diversidad y producción primaria de un pastizal inundable no pastoreado en la estepa pampeana (Argentina central). Pastos 28(2): 183-200.

M. E. A. 2005. Ecosystems and human well-being: Wetland and water. Synthesis. Millennium Ecosystem Assessment. Disponible en http://www.millenniumassessment.org/documents/document.358.aspx.pdf (consultado julio de 2015).

Miranda, F. y X. Hernández. 1963. Fisiografía y vegetación. Las zonas áridas del centro y noreste de México. In: Xolocotzia Tomo I. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. Pp. 255-272.

Mitsch, W. J., G. Gosselink, C. Anderson y L. Zhang. 2009. Wetland ecosystems. John Wiley and Sons Inc. Nueva York, USA. 285 pp.

Moreno-Casasola, P. y H. López Rosas. 2009. Muestro y análisis de la vegetación de humedales. In: Moreno-Casasola, P. y B. Warner (eds.). Breviario para describir, observar y manejar humedales. Serie Costa Sustentable no1. RAMSAR, Instituto de Ecología, A.C., Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), US Fish and Wildlife Service, US State Department. Xalapa, México. Pp. 145-167.

Moreno-Casasola, P., E. Cejudo-Espinosa, A. Capistrán-Barradas, D. Infante-Mata, H. López-Rosas, G. Castillo-Campos y A. Campos-Cascaredo. 2010. Composición florística, diversidad y ecología de humedales herbáceos emergentes en la planicie costera central de Veracruz, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México (87): 29-50.

Moreno-Casasola, P., H. López Rosas y K. Rodríguez-Medina. 2014. From tropical wetlands to pastures on the coast of the Gulf of Mexico. Pastos 42(2): 185-217.

Olff, H. y M. E. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. Trends in Ecology and Evolution 13: 261-265. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01364-0

Pollock, M. M., R. J. Naiman y T. A. Hanley.1998. Plant species richness in riparian wetlands-a test of biodiversity theory. Ecology 79(1): 94-105. DOI: http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0094:PSRIRW]2.0.CO;2

Ponnamperuma, F. N. 1972. The chemistry of submerged soils, Advances in agronomy 24: 29-88. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60633-1

Portilla Ochoa, E. 2005. Transitando hacia el desarrollo sustentable. El caso de Alvarado, Veracruz Mexico. In: Moreno-Casasola, P., E. Peresbarbosa y A. Travieso-Bello (eds.). Manejo integral de la zona costera. Estrategias para el manejo integral de la zona costera: un enfoque municipal. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP)-Gobierno del Estado de Veracruz. Xalapa, México. Pp. 21-54.

Pykälä, J. 2005. Cattle grazing increases plant species richness of most species trait groups in mesic semi-natural grasslands. Plant Ecology 175(2): 217-226. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/s11258-005-0015-y

Richardson, J. L. y M. J. Vepraskas. 2001. Wetland soils. Genesis, Hydrology, Landscapes and Classification. Lewis Publisher. Boca Ratón, USA. 321 pp.

Rodríguez-Medina, K. y P. Moreno-Casasola. 2013. Effect of livestock on soil structure and chemistry in the coastal marshes of the central Gulf Coast of Mexico. Australian Journal of Soil Research 51(4): 341-349. DOI: http://dx.doi.org/10.1071/SR13037

Rosen, D. J., S. L. Hatch y R. Carter. 2008. Taxonomy and nomenclature of three closely related species of *Eleocharis* subgenus *Limnochloa* (Cyperaceae). Blumea-Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants 53(2): 235-246. DOI: http://dx.doi.org/10.3767/000651908X607936

Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Primera edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 504 pp.

Travieso-Bello, A., P. Moreno-Casasola y A. Campos. 2005. Efecto de diferentes manejos pecuarios sobre el suelo y la vegetación en humedales transformados a pastizales. Interciencia 30(1): 12-18. http://www.interciencia.org/v30_01/travieso.pdf (consultado julio de 2015).

Trought, M. C. T. y M. C. Drew. 1980. The development of waterlogging damage in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.). Plant Soil 54(1): 77-94. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/BF02182001

Unger, P. W. y T. C. Kaspar. 1994. Soil compaction and root growth: a review. Agronomy Journal 86(5): 759-766. DOI: http://dx.doi.org/10.2134/agronj1994.00021962008600050004x

Verdú, J. R., M. B. Crespo y E. Galante. 2000. Conservation strategy of a nature reserve in Mediterranean ecosystems: the effects of protection from grazing on biodiversity. Biodiversity Conservation 9(12): 1707-1721. DOI: http://dx.doi.org/10.1023/A:1026506725251

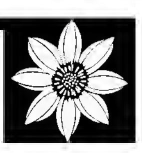
Watkinson, A. y S. Ormerod. 2001. Grasslands, grazing and biodiversity: editors' introduction. Journal of Applied Ecology 38(2): 233-237. DOI: http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00621.x

Weiher, E. 2003. Species richness along multiple gradients: testing a general multivariate model in oak savannas. Oikos 101(2): 311-316. DOI: http://dx.doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12216.x

Westhoff, V. y E. Van Der Maarel. 1978. The Braun-Blanquet approach. In: Whittaker, R. H. (ed.). Classification of Plant Communities. 2a ed. Junk. El Haya. Países Bajos. pp. 287-399. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/978-94-009-9183-5_9

Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21(2): 213-251. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/1218190

Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall. New Jersey, USA. 663 pp.



Anexo: Listado de las especies encontradas en las localidades de Río Blanco y Río Limón en el municipio de Alvarado, Veracruz, México.

Familia	Especie	RB1	RB2	RL1	RL2	Estatus
Alismataceae	*Sagittaria lancifolia* L.	X	X	X	X	Nativa
Amaranthaceae	*Gomphrena hispida* L.				X	Exótica
Araliaceae	*Hydrocotyle verticillata* Thunb.	X				Nativa
Asteraceae	*Ambrosia psilostachya* DC.				X	Nativa
Cucurbitaceae	*Cucumis anguria* L.				X	Exótica naturalizada
	Momordica charantia L.				X	Exótica invasiva
Cyperaceae	*Cyperus articulatus* L.	X		X		Nativa
	Eleocharis cellulosa Torr.	X	X	X	X	Nativa
Euphorbiaceae	*Caperonia palustris* (L.) A. St.-Hil.				X	Nativa
Fabaceae	*Acacia cornigera* (L.) Willd	X	X		X	Nativa
Lamiaceae	*Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br.				X	Exótica
Lemnaceae	*Lemna minor* L.		X			Nativa
Marantaceae	*Thalia geniculata* L.		X		X	Nativa
Marsileaceae	*Marsilea polycarpa* Hook. & Grev				X	Nativa
Nymphaeaceae	*Nymphaea ampla* (Salisb.) DC.		X	X		Nativa
Onagraceae	*Ludwigia octovalvis* (Jacq.) Raven				X	Nativa
Plantaginaceae	*Bacopa monnieri* (L.)Wettst.	X	X	X		Nativa
Poaceae	*Echinochloa colona* (L.) Link	X	X			Exótica
	Hymenachne amplexicaulis (Rudge) Nees			X	X	Nativa invasiva
	Leersia hexandra G.C. Tucker			X		Nativa invasiva
	Panicum sp.				X	----------
	Paspalum sp.				X	----------
	Sporobolus virginicus (L.) Kunth	X				Nativa
	Urochloa fasciculata Kunth				X	Nativa
Polygonaceae	*Polygonum* sp.				X	----------
Pontederiaceae	*Pontederia sagittata* C. Presl		X	X	X	Nativa
Salviniaceae	*Salvinia minima* Baker		X			Exótica invasiva
Solanaceae	*Solanum campechiense* L.			X	X	Nativa
Verbenaceae	*Lippia nodiflora* (L.) Michx	X				Nativa
Total especies	29	9	10	9	19	

Acta Botanica Mexicana 119: 101-114 Abril 2017

Artículo de investigación

Los híbridos de *Pleopeltis* (Polypodiaceae, Polypodiophyta) en México: novedades y precisiones

The *Pleopeltis* (Polypodiaceae, Polypodiophyta) hybrid in Mexico: novelties and precisions

Amparo B. Cerón-Carpio[1], Alexander F. Rojas-Alvarado[2], J. Daniel Tejero-Díez[3,4], Lucio Caamaño Onofre[1]

1 Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Herbario y Jardín Botánico, Vicerrectoría de Investigación y Estudios de Posgrado; Ciudad Universitaria, Avenida San Claudio s.n., Colonia San Manuel, 72570 Puebla, Puebla, México.
2 Universidad Nacional de Costa Rica, Escuela de Ciencias Biológicas, Apdo. postal 86-3000, Heredia, Costa Rica.
3 Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Carrera de Biología, Avenida de Los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla 54090 Estado de México, México.
4 Autor para la correspondencia: tejero@unam.mx

Citar como:
Cerón-Carpio, A. B., A. F. Rojas-Alvarado, J. D. Tejero-Díez y L. C. Onofre. 2017. Los híbridos de *Pleopeltis* (Polypodiaceae, Polypodiophyta) en México: novedades y precisiones. Acta Botanica Mexicana 119: x-x-

Recibido: 20 de marzo de 2015.
Revisado: 23 de julio de 2015.
Aceptado: 16 de noviembre de 2016.

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: En México, hasta el momento, se conocen cuatro híbridos de *Pleopeltis*. Estos híbridos naturales forman parte de los procesos de especiación y contribuyen a aumentar la diversidad taxonómica del género en el país. En este ensayo se dan a conocer dos nuevos híbridos recolectados en la Sierra Madre Oriental de Puebla, México y se reconoce formalmente otro híbrido.

Métodos: Estos híbridos nuevos se definieron mediante el estudio comparativo de caracteres morfológicos en la arquitectura laminar y tipo de indumento.

Resultados clave: Se reconocen como híbridos nuevos a *Pleopeltis ×gracilis* y *Pleopeltis ×pueblensis* y se publica de forma válida a *Pleopeltis ×arreguiniae*.

Conclusiones: Con base en el reconocimiento de estos nuevos nothotaxa, México cuenta con siete híbridos en *Pleopeltis*. Aparte de presentar tablas comparativas, se ofrece una clave para la correcta determinación de estos nothotaxa.

Palabras clave: clave dicotómica, helechos, Hidalgo, Puebla, Pteridofita.

Abstract:

Background and Aims: In Mexico four hybrids in *Pleopeltis* are known so far. The presence of these natural hybrids of Polypodiaceae is part of the speciation processes and contributes to the higher taxonomic diversity in this country. In this paper we disclose two new hybrids collected in the Sierra Madre Oriental in Puebla, Mexico, whereas another hybrid is formally recognized.

Methods: These new hybrids are defined by a comparative study of morphological characters in laminar architecture and indument type.

Key results: We describe two new hybrids: *Pleopeltis ×gracilis* and *P. ×pueblensis* and validly publish *P. ×arreguiniae*.

Conclusions: With these nothotaxa, Mexico has now seven hybrids of *Pleopeltis*. Additionally, to support correct identification, we present comparative tables and a key.

Key words: dichotomous key, ferns, Pteridophytes, state of Hidalgo, state of Puebla.

Introducción

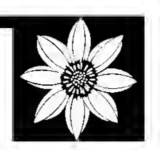
La presencia de híbridos en *Pleopeltis* Humb. & Bonpl. ex Willd. (Polypodiaceae) ha sido documentada en varias ocasiones (Gómez-Pignataro, 1975; Wagner y Wagner, 1975; Anthony y Schelpe, 1985; Mickel y Beitel, 1987; Arreguín-Sánchez et al., 2004; Farfán-Roldán et al., 2006), de tal forma que Smith y Tejero-Díez (2014) reconocen para el género un total de ocho nothotaxa, cuatro de las cuales son endémicas a México, tres ocurren en Sudamérica y una en Sudáfrica. Inicialmente varios de estos híbridos se consideraron como intergenéricos entre *Polypodium* L. y *Pleopeltis* (×*Pleopodium* Mickel & Beitel), un aspecto considerado contradic-

torio, por lo cual Smith y Tejero-Díez (2014) reformaron el concepto de *Pleopeltis*. De acuerdo con la redefinición mencionada, actualmente se considera a *Pleopeltis* como un género de 90 especies y ocho nothoespecies y se diferencia del resto de los géneros de Polypodiaceae en América principalmente por tener escamas peltadas en la lámina (Otto et al., 2009; Smith y Tejero-Díez, 2014). La mayoría de los híbridos descritos en *Pleopeltis* (Mickel y Beitel, 1987) parecen originarse de la cruza entre especies del grupo *P. macrocarpa* (Bory ex Willd.) Kaulf. de hoja simple (*sensu* Smith y Tejero-Díez, 2014): *Pleopeltis astrolepis* (Liebm.) E. Fourn., *P. complanata* (Weath.) E.A. Hooper, *P. conzattii* (Weath.) R.M. Tryon & A.F. Tryon, *P. crassinervata* (Fée) T. Moore, *P. fructuosa* (Maxon & Weath.) Lellinger, *P. intermedia* M. Kessler & A.R. Sm., *P. mexicana* (Fée) Mickel & Beitel, *P. polylepis* (A. Roem. ex Kunze) T. Moore y *P. stolzei* A.R. Sm.) con especies de hojas pinnatífidas o pinnadas, como *P. fallax* (Schltdl. & Cham.) Mickel & Beitel, *P. thyssanolepis* (A. Braun ex Klotzsch) E.G. Andrews & Windham y *P. polypodioides* (L.) E.G. Andrews y Windham. Dado que producen hojas anómalas, estos híbridos son faciles de diferenciar. En contraste, los híbridos intragrupales son superficialmente similares a las especies paternas y, por lo tanto, son difíciles de distinguir y no hay reportes de su presencia. Hasta antes del presente estudio, Mickel y Beitel (1987), Mickel y Smith (2004), así como Smith y Tejero-Díez (2014), reconocían para México los siguientes cuatro híbridos.

1) ***Pleopeltis* ×*bartlettii*** (Weath.) A.R. Sm. y Tejero = *Polypodium bartlettii* Weath. (1935: 56) = ×*Pleopodium bartlettii* (Weath.) Mickel & Beitel (1987: 20, t. 1K–L). Reconocido como posible híbrido entre *Pleopeltis polylepis* (A. Roem. ex Kunze) T. Moore y *P. polypodioides* (L.) E.G. Andrews y Windham, registrado para Tamaulipas.
2) ***Pleopeltis* ×*melanoneuron*** Mickel & Beitel (1987: 25, f. 2K). Reconocido como posible híbrido entre *Pleopeltis crassinervata* (Fée) T. Moore & *P. fallax* (Schltdl. y Cham.) Mickel y Beitel, registrado para Veracruz y recientemente recolectado en Puebla (Cuetzalán; *E. Schuettpelz et al. 1787, 1796 y 1797;* MEXU!, F!).
3) ***Pleopeltis* ×*sordidula*** (Maxon y Weath.) Mickel & Beitel (1987: 21). Reconocido como posible híbrido entre *P. astrolepis* (Liebm.) E. Fourn. y *P. fallax* (Schltdl. & Cham.) Mickel & Beitel, registrado para Veracruz (Córdoba) y recientemente recolectado en Tlaxcala (Arreguín-Sánchez et al., 2004).
4) ***Pleopeltis* ×*tricholepis*** (Mickel & Beitel) A.R. Sm. y Tejero = ×*Pleopodium tricholepis* Mickel and Beitel (1987: 17). Reconocido como posible híbrido entre *Pleopeltis mexicana* (Fée) Mickel & Beitel y *Pleopeltis thyssanolepis* (A. Braun ex Klotzsch) E.G. Andrews y Windham, registrado para Oaxaca.

Debido a que el hallazgo de estas entidades taxonómicas es casual y sus poblaciones casi siempre constan de una o pocas colonias, generalmente las diagnosis adolecen de un buen muestreo biométrico. Ello puede ocasionar confusiones en los límites morfológicos de cada taxon híbrido al desconocerse qué caracteres son dominantes y cuáles obedecen a una clina de variación entre los caracteres extremos heredados de los padres. Otro problema en la definición de los híbridos en este género (y en general en los helechos) es que no existe un estándar sobre la proporción de esporas viables/inviables, que permitan indicar cuándo se puede considerar una especie o simplemente un híbrido (Wagner et al., 1986). Esto ha llevado a cambios de rango taxonómico, por ejemplo: ×*Pleopodium fallacissimum* (Maxon) Mickel & Beitel a *Pleopeltis fallacissima* (Maxon) A.R. Sm. y Tejero (Mickel y Smith, 2004), cuando se hallan mayor cantidad de poblaciones. Un caso contrario es cuando se revisan las esporas y se modifica el estado de rango tal como en *Polypodium bartlettii* que pasó a *Pleopeltis* ×*bartlettii*.

En los trabajos pteridoflorísticos que los autores llevaron a cabo en la Sierra Norte del estado de Puebla, (municipios de Ahuazotepec y Xicotepec de Juárez), se localizaron colonias de *Pleopeltis* con hojas anómalas por el tipo de división que presentan. La presencia de híbridos en la naturaleza no solo es de importancia florística y



ecológica, sino que permite documentar procesos de especiación que, particularmente en los helechos, destacan por tener patrones reticulados (Wagner, 1969; Barrington et al., 1989; Haufler et al., 2000). Además, el reconocimiento taxonómico de los híbridos en *Pleopeltis* podrá permitir en un futuro esclarecer las relaciones taxonómicas infragenéricas que actualmente se encuentran en forma de hipótesis (Smith y Tejero-Díez, 2014), así como probables rutas de su evolución reticular tal como ha sucedido con las especies del grupo de *Polypodium vulgare* L. (Haufler et al., 1995; Sigel et al., 2014).

Por lo anterior, en este trabajo se hace una revisión de los caracteres morfológicos de híbridos de *Pleopeltis* descritos previamente, con la finalidad de tener una mejor comprensión de la circunscripción taxonómica de los nothotaxa recolectados y proponer así dos nuevos híbridos y el reconocimiento formal de otro. Además, se propone una clave dicotómica para formalizar los caracteres diagnósticos y facilitar la determinación de híbridos del género *Pleopeltis* en México.

Materiales y Métodos

En el contexto de un muestreo florístico, se recolectaron especímenes de *Pleopeltis* en los municipios de Ahuazotepec y Xicotepec de Juárez en la Sierra Norte del estado de Puebla, el primero con hojas anómalas y el segundo con caracteres intermedios. En el caso de los ejemplares recolectados en el municipio de Ahuazotepec, se definió su carácter híbrido mediante el análisis simple de las esporas al microscopio óptico (Nikon Eclipse E200, Tokio, Japón) preparados con la técnica de Plá' Dalmau (Aguilar-Rodríguez, 1998); la malformación (anómalas sin forma típica monolete, oblongo-arriñonada) de 82% de las esporas contabilizadas, junto con la irregularidad de la arquitectura de la lámina, indicaron su origen híbrido. En el caso del espécimen recolectado en Xicotepec, carente de soros, los caracteres intermedios de la lámina y venación (observada mediante la aplicación de la técnica de diafanizado (Aguilar-Rodríguez, 1998) permitieron suponer su carácter híbrido. Los ejemplares se intentaron determinar por medio de los trabajos de Mickel y Beitel (1987) y Mickel y Smith (2004), lo que fue infructuoso. Además de considerar los estudios mencionados, se observaron ejemplares tipo de herbario incorporados en JSTOR Global Plants (2016).

La revisión de la literatura pertinente llevó a considerar otra entidad híbrida de reciente cuño (Farfán-Roldán et al., 2006), pero cuya publicación no fue válida según el ICBN (McNeill et al., 2012), situación que se rectifica en este estudio.

Resultados

Taxonomía

A continuación se describen los nuevos nothotaxa.

Pleopeltis* ×*gracilis A. Rojas & Tejero, hybr. nov. Fig. 1.

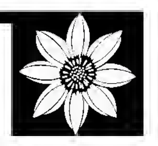
TIPO: MÉXICO. Puebla, municipio de Xicotepec de Juárez, 20°16'32"N, 97°58'02"O, 1170 m, 1.V.2015, *A. Rojas y D. Tejero-Díez 11060* (holotipo: MEXU!, isotipos: CR!, HUAP!).

Hybrid between *Pleopeltis fallax* (Schltdl. & Cham.) Mickel & Beitel and *P. villagranii* (Copel.) A.R. Sm. & Tejero, with intermediate characters. Rhizomes slim, long creeping, green; rhizome scales ovate-apiculate (to long caudate), not comose (with exceptions), bicolorous; leaves distant, with stipes (and rachis) green, blade lanceolate to linear-lanceolate, pinnate, gradually tapering towards the apex, pinnae with (1-)2-3 pairs of lobo-crenate segments; indument scales scattered on both surfaces, adaxially more sparsely, orbicular to ovate-apiculate or long caudate, center obscure brown to black, margin pale brown, fimbriate at base, margins dentate; sori not known.

Rizoma largamente rastrero, 0.4-0.8 mm de diámetro; escamas del rizoma dimorfas, las del rizoma maduro 0.4-0.6 de largo, estrechamente ovadas, acuminadas, bicoloras, el punto de adhesión constituido de celdillas ocluidas negras, margen ancho, membranoso, pardo-amarillento, erosas en la base, márgenes con pequeños



Figura 1: Detalles morfológicos de *Pleopeltis* ×*gracilis* A. Rojas & Tejero del holotipo (*A. Rojas y D. Tejero-Díez 11060* MEXU). A. planta; B. anverso de la lámina; C. escama del anverso de la lámina; D. lámina diafanizada mostrando venación simple; E. rizoma; F. escama del rizoma.



dientes, las del ápice del rizoma y base de las hojas 0.5-0.7 mm de largo, estrechamente lanceoladas, ápice atenuado, arqueadas a semi-erectas, bicoloras, con una franja central parda a pardo-oscuro de celdillas esclerosadas y semiocluidas, margen ancho, pardo-amarillento, inconspicuamente dentado, no comosas; hojas 2-8 cm de largo, distantes entre sí, (2-)7-15 mm; peciolo estrechamente alado, de 1/6-1/4 del largo de la hoja, 5-13 cm de largo, terete a cuadrangular, verdoso; lámina de contorno angostamente lanceolada a linear-lanceolada, de 1-6 × 0.4-1.5 cm, pinnada (o pinnatisectas, con segmentos unidos por las bases largamente decurrentes que forman un ala sobre el raquis 0.1-0.2 mm de ancho), gradualmente reducida hacia el ápice, pinnas estrechamente obovadas a lanceoladas, (1-)2-7 × (0.7-)1-2 mm, (3-)6-13 pares, distantes y alternadas o continuas y opuestas, sésiles con bases decurrentes, margen con (1-)2-5 pares de lobos o crenas, lobo apical agudo a redondeado, vena pajiza a parda (al menos basalmente), lustrosa, poco evidente hacia el ápice de la lámina, las secundarias no visibles; indumento de escamas esparcidas en ambas superficies (más densas en el envés), orbiculares a ovadas, con un ápice caudado a cirroso, 0.3-0.7 × 0.2-0.3 mm, con el centro pardo obscuro a negro y el margen hialino a pardo pálido, con el margen corto laciniado en el cuerpo y dentado en la cauda; soro no conocido pero un conjunto de escamas sorales o paráfisis presentes, ovado-peltadas, similar a las laminares.

Distribución y hábitat: *Pleopeltis ×gracilis* hasta ahora solo se conoce para el municipio de Xicotepec de Juárez, en la Sierra Norte del estado de Puebla. Se encontró en una cerca viva de boj (*Buxus sempervirens* L.) que limita al hotel Xicotepec Plaza. *Pleopeltis fallax* y *P. villagranii* (Copel.) A.R. Sm. & Tejero forman aquí colonias densas y conviven con *Campyloneuron angustifolium* (Sw.) Fée, *Niphidium crassifolium* (L.) Lellinger, *Phlebodium pseudoaureum* (Cav.) Lellinger, *Pleopeltis cassinervata* (Fée) T. Moore, *P. furfuracea* (Schltdl. & Cham.) A.R. Sm. & Tejero y *P. plebeia* (Schltdl. & Cham.) A.R. Sm. & Tejero.

Etimología: El epíteto específico hace referencia a sus hojas frágiles y angostas, con rizomas y peciolos muy delgados.

Comentarios: El espécimen descrito presenta caracteres intermedios que permiten dilucidar que uno de los progenitores es *Pleopeltis fallax*, el cual está caracterizado por presentar rizoma filamentoso con hojas pequeñas, lámina pinnada y pinnas pinatisectas, con las escamas laminares dispersas. Por las hojas lineares y el tipo de indumento en rizoma y hoja del híbrido se le puede emparentar con *P. villagranii* (Copel.) A.R. Sm. y Tejero (Cuadro 1). Este sería el primer híbrido entre *Pleopeltis fallax* y una especie del grupo de *Pleopeltis furfuracea* (Schltdl. & Cham.) A.R. Sm. (ambas de lámina dividida) en México. Sin embargo, en Costa Rica ya se conoce *Pleopeltis ×pinnatisecta* (Brade) A.R. Sm., un híbrido entre *P. furfuracea* y *P. friedrichsthaliana* (Kunze) A.R. Sm. y Tejero (Smith y Tejero-Díez, 2014).

Pleopeltis ×gracilis se distingue fácilmente de sus conhíbridos mexicanos por tener una lámina de contorno linear-lanceolado y lámina pinnada con los segmentos estrechamente obovados, simétricamente lobadas.

Pleopeltis ×pueblensis A.B. Cerón & Tejero, hybr. nov. Fig. 2.

TIPO: MÉXICO. Puebla, municipio de Ahuazotepec, 1 km al norte de la cabecera municipal, cerca del cementerio, 20°3'6.3"N, 98°9'53"O, 2303 m s.n.m., 12.IX.2013, *A. Cerón-Carpio y L. Caamaño Onofre 1547* (holotipo: HUAP!, isotipos: ENCB!, MEXU!).

Putative hybrid between *Pleopeltis mexicana* (Fée) Mickel & Beitel and *P. madrensis* (J. Sm.) A.R. Sm. & Tejero, with the following diagnostic characters. Rhizomes long creeping, covered with membranous ovate-apiculate scales; rhizome scales comose in distinct grades on dorsal surface, bicolorous with a dark central streak of sclerotic cells and pale margins, which are denticulate to erose; blade

Cuadro 1: Comparación de *Pleopeltis* ×*gracilis* A. Rojas & Tejero con sus posibles progenitores.

Características	*P. fallax* (Schltdl. & Cham.) Mickel & Beitel	*P.* ×*gracilis* A. Rojas & Tejero	*P. villagranii* (Copel.) A.R. Sm. & Tejero
Diámetro del rizoma	0.5-0.8 mm	0.5-0.8 mm	1.5-2 mm
Distancia entre hojas en el rizoma	5-20 mm	2-15 mm	3-8(-15) mm
Comas en las escamas del rizoma	sí	algunas e inconspicuas	no
Forma de las escamas del rizoma	monomorfas; ovadas, adpresas, diminutas	dimorfas; ovadas, adpresas con ápice acuminado y lanceoladas, algo erectas o curvas con ápice atenuado	monomorfas: lanceoladas, patentes o levemente adpresas
Color de las escamas del rizoma	concoloras, negras, clatradas	bicoloras; unas con punto de adhesión negro, margen ancho, membranoso, pardo-amarillento; otras con una franja parda a pardo oscuro, margen delgado, pardo-amarillento	concoloras, amarillo pálido a blanquecinas
Posición de las hojas	rígidas, erectas o hacia los lados	arqueadas	péndulas
Longitud del peciolo	ca. 1/3 del largo de la hoja	1/4-1/6 del largo de la hoja	1/8-1/4 del largo de la hoja
Forma de la lámina	oblonga a angostamente deltada	angostamente lanceolada a linear-lanceolada	linear-oblonga
División de la lámina	1-pinnado-pinnatífida	1-pinnado-lobada	1-pinnada, entera
Número de pares de segmentos	3-5(-7)	6-13	28-44(-86)
Densidad de las escamas de la lámina	ausentes a dispersas adaxialmente	dispersas, más densas abaxialmente	densas, más concentradas abaxialmente
Forma de las escamas de la lámina	lanceoladas, con ápice acuminado, margen serrulado	ovados caudadas a cirroso, margen dentado a corto ciliado	linear-lanceoladas a aciculares, con ápice largamente atenuado, margen eroso a fimbriado
Paráfisis	ovado-lanceoladas	desconocidas (solo material vegetativo)	lanceoladas, más grandes que las laminares

lanceolate to oblanceolate, basally pinnatisect and lobed to pinnatifid distally, with proximal lobe free; laminar scales scattered on abaxial surface and glabrescent on adaxial surface, with round to ovate scales with apiculate or caudate apices, center obscure brown, margins pale brown, fimbriate to ciliate; midribs and secondary veins not visible; sori oblong, with orbicular, peltate scales similar to those in the lamina; spores bilateral, abortive, prominently verrucate.

Rizoma largamente rastrero, 0.7-1 mm de diámetro; escamas del rizoma monomórficas, 0.8-1.5 mm de largo, ovado-apiculadas, bicoloras, al centro con una banda negra de celdillas subclatradas y margen ancho, membranoso, café pálido, con pequeños dientes a erosas, en el dorso del punto de inserción comosas en distintos grados de densidad y longitud; hojas 9-13 cm de largo, distantes a aproximadas; peciolo 1/4-1/5 del largo de la hoja, 2.5-4 cm de largo, terete, marrón; lámina lanceolada a oblanceolada, decurrente sobre el peciolo con las proyecciones alares estrechas que se desvanecen cerca de la base, 5-9.5 × 1.3-1.8 cm, lobado-pinnatífida hacia el ápice a pinnatisecta hacia la base con los lóbulos proximales distantes, vena media obscura, poco

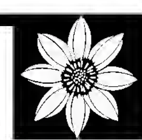


Figura 2: Detalles anatómicos de *Pleopeltis* ×*pueblensis* del holotipo (*A. Cerón-Carpio y L. Caamaño Onofre 1547*, HUAP). A. planta herborizada; B. escama del rizoma; C. escama del peciolo; D. escama cara adaxial de la lámina; E_1. y E_2. escamas de la cara abaxial de la lámina; F. parafiso; G. lámina, cara abaxial. H_1. esporas abortadas (microscopio óptico); H_2. esporas abortivas (microscopio electrónico de barrido); I_1 y I_2. venación, 1 en la porción marginal, 2 en el cenosoro.

evidente hacia el ápice de la lámina, las secundarias no visibles; indumento de escamas esparcidas en el envés y glabrescente en el haz, escamas del envés mixtas, de orbiculares a ovado-apiculadas y caudadas, 0.4-1 mm de diámetro, con el centro café obscuro y margen café claro, fimbriado a ciliado; soro oblongo, con escamas sorales (paráfisis) peltados, orbiculares a ovado-lanceoladas, bicoloras, con centro obscuro y el margen café claro membranoso, margen fimbriado ciliado, 0.2-0.5 mm de diámetro; esporas monoletes, deformes, con verrugas en la superficie, 18-36 µm del diámetro mayor, 28-29 µm del menor en vista polar proximal.

Distribución y hábitat: *Pleopeltis* ×*pueblensis* hasta ahora solo se conoce para el municipio de Ahuazotepec, en la llamada Sierra Norte del estado de Puebla. Se encontró en bosque de *Pinus*, con evidencias de perturbación.

Etimología: El epíteto específico hace referencia a la actual distribución conocida en el estado de Puebla.

Comentarios: De los híbridos en *Pleopeltis* hasta ahora descritos para México (Mickel y Smith 2004; Smith y Tejero-Díez, 2014), *Pleopeltis ×pueblensis* es el único que presenta la lámina irregularmente pinnatisecta (a pinnada) en la base. Como varios de los híbridos encontrados en este género, las especies parentales son inciertas (Mickel y Beitel, 1987; Mickel y Smith, 2004) y hasta no probar con técnicas sofisticadas (una revisión de técnicas puede leerse en Barrington et al., 1989 y Chang et al., 2009), será imposible establecerlo con seguridad. Se podría especular que, por la lámina de contorno lanceolado, escamas del rizoma comosas y las de la lámina esparcida (sobre todo adaxialmente), con elementos dominantes orbiculares, uno de los progenitores podría ser *Pleopeltis mexicana*. La otra especie progenitora tendría que buscarse entre las especies de *Pleopeltis* pinatífidas, con escamas del rizoma de doble textura-color, sin escamas peciolares y muy pocas en la superficie adaxial de la lámina (estas escamas grandes y ovado-caudadas); tal vez alguna especie del grupo de *Pleopeltis plebeia* (Schltdl. & Cham.) A.R. Sm. & Tejero (Smith y Tejero-Díez, 2014). En el área donde se encontró *P. ×pueblensis,* se recolectó de este grupo a *Pleopeltis madrensis* (J. Sm.) A.R. Sm. & Tejero, que cumple con algunos de los requisitos señalados y, además, al igual que el híbrido encontrado, sus esporas presentan grandes verrugas en la superficie (Cuadro 2). Otra especie de *Pleopeltis* recolectada en la localidad es *P. polylepis* var. *polylepis*; sin embargo, presenta la superficie de la hoja (peciolo y porción abaxial de la lámina) densamente escamosa. Este sería el primer híbrido entre una especie de hoja simple y otra del grupo de *P. plebeia* (*sensu* Smith y Tejero-Díez, 2014).

Pleopeltis ×pueblensis se distingue fácilmente de sus conhíbridos mexicanos por tener una lámina de contorno lanceolado con los segmentos basales pinnatífido a pinnados (por lo menos con un lobo libre).

Finalmente, durante la revisión de la literatura pertinente para documentar este trabajo, se encontró que otras dos entidades híbridas de *Pleopeltis* habían sido propuestas, pero cuyos formatos de publicación no siguieron las reglas del ICBN (McNeill et al., 2012) de publicación efectiva y/o válida. Una de ellas, mencionada por Reyes-Carrada (2012), no se expone en este trabajo por tratarse de una tesis que necesita ser publicada. El siguiente, donde Farfán-Roldán et al. (2006) propusieron la fórmula híbrida *Pleopeltis polylepis* var. *polylepis ×Polypodium guttatum* Maxon (= *Pleopeltis guttata* (Maxon) E. G. Andrews y Windham, la cual no fue válidamente publicada de acuerdo a los artículos 32.4, H10.2 del ICBN (McNeill et al., 2012), por lo que necesita tener un holotipo y un epíteto correctamente dispuesto, acorde además a la nueva circunscripción de *Pleopeltis* (Smith y Tejero-Díez, 2014), por lo que a continuación se propone:

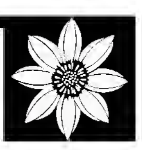
Pleopeltis ×arreguiniae I. Farfán, Gómez-Alanís ex Tejero. hybr. nov. (fig. 10-18 in: Farfán-Roldán et al., 2006).

TIPO: MÉXICO. Hidalgo, municipio de Mineral del Chico, Parque Nacional El Chico, en bosque de pino y encino, 20°11'07"N y 98°45'02"O, 2880 m s.n.m., 25.IX.2005, *I. Farfán-Roldán et al. s.n.* (holotipo: ENCB).

Akin to *Pleopeltis ×bartlettii* (Weath.) A.R.Sm. y Tejero from which it differs by having a single type of scales on the rhizome, petiole shorter than the blade length and with scattered scales, as well as narrower blades, with scales on the abaxial surface mostly ovate and short-awned

Descripción: in Farfán-Roldán et al. (2006).

Distribución y hábitat: Planta epífita hasta ahora solo conocida de la localidad tipo en el Parque Nacional El Chico, al norte de la ciudad de Pachuca, estado de Hidalgo, en bosque mixto de pino y encino a 2880 m s.n.m.



Cuadro 2: Comparación de *Pleopeltis* ×*pueblensis* A.B. Cerón & Tejero con sus progenitores putativos.

Características	*P. mexicana* (Fée) Mickel & Beitel	*P.* ×*pueblensis* A.B. Cerón & Tejero	*P. madrensis* (J. Sm.) A.R. Sm. & Tejero
Escamas del rizoma	dimórficas; ovado-lanceoladas, bicoloras y angostamente lanceoladas, concoloras; densamente comosas	monomórficas, ovado-lanceoladas, bicoloras, subclatradas con margen membranoso pálido; glabras a comosas	monomórficas, ovado-lanceoladas, bicoloras; clatradas con margen membranoso pálido; no comosas
Lámina	simple, entera	lobado pinnatífida hacia el ápice, pinnatisecta hacia la base, con lobo(s) libre(s)	pinnatisecta
Escamas laminares	abaxial: muy esparcidas, orbiculares, fimbriadas. adaxial: muy esparcidas, orbiculares y linear-lanceoladas	abaxial: densamente esparcidas, mixtas, de orbiculares a ovado-apiculadas y caudadas, margen fimbriado-ciliado. adaxial: glabrescente	abaxial: esparcidas, redondeadas a aciculares, serruladas adaxial: glabrescente
Paráfisis	peltados, orbiculares	ovado-lanceolados a peltados	ausentes
Esporas	monoletes, granulares a psiladas	monoletes, abortivas, con grandes verrugas	monoletes, con grandes verrugas

Etimología: En honor a la botánica pteridóloga María de la Luz Arreguín Sánchez quien lleva una vida dedicada a la docencia y estudio de los helechos de México.

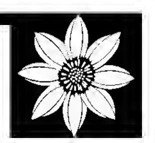
Comentarios: Farfán-Roldán et al. (2006) postulan mediante estudio comparativo morfológico y anatómico que las especies parentales son *Pleopeltis polylepis* var. *polylepis* y *P. guttata* (Maxon) E.G. Andreux & Windham. Con la primera especie comparte el peciolo esparcidamente escamoso y la forma y coloración de dichas escamas y las del haz de la lámina. Con *P. guttata* comparte la ausencia de comas en las escamas del rizoma, la presencia de hidátodos en la lámina y la forma y coloración de las escamas del envés de la lámina. El nuevo híbrido y *Pleopeltis* ×*barlettii* son similares, pero se pueden separar por los caracteres mencionados en la diagnosis y en la clave. Ambos híbridos se encuentran separados por una distancia geográfica notable (Hidalgo vs. Tamaulipas, 400 km en línea recta) y, dado la característica de sus esporas abortadas, es difícil hipotetizar dispersión a larga distancia. Por lo anterior, se consideran como dos híbridos diferentes.

Discusión

El descubrimiento de un híbrido en *Pleopeltis* se basa a primera vista en la presencia de hojas anómalas (crecimiento o lobulación irregular). La existencia de esporas abortadas al menos en una proporción de más de 75% permite verificar el origen híbrido (Wagner et al., 1986). Generalmente las colonias de híbridos de *Pleopeltis* muestran caracteres con una clina de variación notable (sobre todo en la forma y disección de la hoja y tipo de escamas) entre las dos especies parentales que se correlaciona con el polimorfismo alélico (Hooper y Haufler, 1997). Sin embargo, en ocasiones alguno de los caracteres aparece constante y ello se puede corroborar con la observación en otras poblaciones cuando éstas se descubren. Considerando que en Polypodiaceae el fenómeno de hibridación es muy dinámico y forma parte de sus procesos de especiación/adaptación al epifitismo (Wagner y Wagner, 1975; Hooper y Haufler 1997; Haufler et al., 2000) y que México y Centroamérica son el centro de origen de cuatro subgrupos de *Pleopeltis* (Otto et al., 2009; Smith y Tejero-Díez, 2014), no es sorprendente que ahora se puedan reconocer en esta última región un total de 10 híbridos.

Los híbridos más fáciles de distinguir en este género se dan entre grupos intragenéricos, con caracteres morfológicos extremos, como los del grupo de *P. macrocarpa* (Bory ex Willd.) Kaulf. de hoja simple y cualquiera de los otros de hoja pinnatífida o pinnadas reconocidos por Smith y Tejero-Díez (2014). Si se considera que en México las especies de *Pleopeltis* parentales más frecuentes de los híbridos encontrados (*Pleopeltis fallax, P. guttata*, *P. madrensis, P. mexicana, P. plebeia, P. polylepis, P. polypodioides* y *P. thyssanolepis*) son de amplia distribución y muy abundantes en las localidades de bosque templado y hábitats limítrofes y que la hibridación es un fenómeno natural en el ambiente de los helechos epífitos (Hooper y Haufler, 1997), se esperaría que aparecieran híbridos espontáneos repetidos, o nuevos, en más de una ocasión donde ocurriese coincidencia de las especies. El caso de *Pleopeltis ×arreguiniae*/*P. ×barlettii*, el descubrimiento en Puebla de varias poblaciones de *P. ×melanoneuron* previamente reportado para Veracruz y la presencia de *P. ×gracilis* en un microambiente secundario densamente poblado por las especies parentales podrían ser claros ejemplos de ello. Farfán-Roldán et al. (2013) calculan la probabilidad y los sitios donde se podrían encontrar nuevas poblaciones de *Pleopeltis ×arreguiniae* de acuerdo a la simpatría de las especies que ellos consideran implicadas. La variación morfológica de estos taxones híbridos ha sido muy poco estudiada debido a que en la mayoría de los casos solo se conoce la colonia descubierta y generalmente no hay más material disponible en los herbarios. Excepcionalmente se han recolectado, recientemente, varias colonias de *Pleopeltis ×melanoneuron*, en cafetales abandonados existentes en buena parte de la zona montañosa en Cuetzalán, Puebla (*E. Schuettpelz et al., 1787 y 1797*; F!, MEXU!) que demuestran por un lado la posibilidad real de que el fenómeno de hibridación con las mismas especies progenitoras se repita y por otra parte, da la oportunidad de analizar algunos de los caracteres morfológicos y su variación, para así poder dilucidar cuales son dominantes paternales y cuales son intermedios. Del análisis de los híbridos conocidos y sus poblaciones se puede rescatar las siguientes tendencias.

1) Con excepción de *Pleopeltis ×gracilis*, todos los nothotaxa están constituidos por una especie parental del grupo de *P. macrocarpa*, donde *P. mexicana* y *P. polylepis* son las mejor representadas. No es claro la dominancia de sus caracteres cuando forman híbridos; la forma de la lámina puede ser ahusada (*P. ×melanoneuron*, *P. ×pueblensis* y *P. ×sordidula*) u ovado-deltada en el resto de los nothotaxa. En el primer caso llama la atención que la lámina solo se presenta con margen ondulado a lobado no importando el nivel de disección de su contraparte (pinnada en *Pleopeltis fallax* a pinnatífida en *P. madrensis*), pero en el segundo caso la lámina siempre estará de lobada a pinnatífida.
2) *Pleopeltis fallax* aparece como la especie más promiscua en México, no solo por la cantidad de especies con la que se relaciona, sino porque hibridiza con especies que pertenecen a dos subgrupos taxonómicos muy distintos en su morfología foliar (Smith y Tejero-Díez, 2014): *P. macrocarpa* y *P. furfuracea*. Lo interesante de estas relaciones es que en los híbridos resultantes domina el tipo de rizoma incluidas las escamas de *Pleopeltis fallax* (rizoma muy delgado, con escamas ovadas, diminutas, concolora o con un estrecho margen, producto de la contraparte parental, y comosas).
3) Considerando los híbridos de América, *Pleopeltis thyssanolepis* aparece como la especie parental con mayor difusión ya que ha producido los siguiente nothotaxa: *Pleopeltis ×aspidiolepis* (Baker) A.R. Sm. (Costa Rica), *P. ×leucospora* (Klotzsch) T. Moore (Centro y Suramérica) y *Pleopeltis ×tricholepis* en México. Esta especie además está en México muy relacionada con *Pleopeltis fallacissima* (Maxon) A.R. Sm. y Tejero y *P. riograndensis* (T. Wendt) E.G. Andrews y Windham del norte de México, especies que posiblemente son producto de hibridismo (Mickel y Beitel, 1987). Todos estos taxa muestran láminas ovadas, pinnatisectas con segmentos irregulares y con escamas en el peciolo.



4) El indumento escamoso en el rizoma y la hoja, aspecto que caracteriza a *Pleopeltis* (Otto et al., 2009), se hereda en los híbridos en forma mixta. Tanto la densidad, la forma y la combinación del tipo de celdillas que la constituyen, aparece en los híbridos de dos maneras: con dominancia de alguno de los tipos escamoso parental (p. ej. *P.* ×*gracilis* con dominancia de las escamas de *P. villagranii* en la lámina) o combinado (p. ej. las escamas del rizoma en *P.* ×*melanoneuron* con un margen estrecho) o la presencia de escamas no densamente dispuestas en el peciolo de los híbridos con *P. thyssanolepis* (p. ej. *P.* ×*tricholepis*). Igual sucede con las comas de las escamas del rizoma; estas son generalmente características de algunas especies de *Pleopeltis sensu stricto* como *P. astrolepis, P. fallax* y *P. mexicana*. Los híbridos que conllevan a estas especies presentan una abundancia y distribución intermedia de las comas en las escamas del rizoma, tal como *P.* ×*sordidula*. Es quizá el estado de variación de las escamas el principal argumento morfológico para establecer la paternidad de los híbridos en cuestión.

Con estas observaciones, se diseñó la siguiente clave dicotómica que permita a los usuarios una rápida determinación de los taxa híbridos mexicanos de *Pleopeltis* hasta ahora descubiertos. (Fig. 3).

1a. Lámina ovada a deltoide; peciolo ca. 1/2 del tamaño de la hoja 2
1b. Lámina lineal a lanceolada; peciolo ca. 1/4 o menos del tamaño de la hoja 4
2a. Escamas del rizoma, ocasionalmente con largas comas; lámina pinnatífida con 3-4 segmentos, porción apical subconformada con el segmento casi de la 1/2 de la lámina .... *P.* ×*tricholepis*
2b. Escamas del rizoma, no comosas; lámina lobada a pinnatífida con 5 o más segmentos, porción apical graduada o cortamente subconformada con el segmento menor a 1/4 de la lámina 3
3a. Escamas del rizoma mixtas; ovado-acuminadas y peltado caudado-lineares; peciolo densamente cubierto de escamas (ca. 75% cobertura); escamas abaxiales de la lámina mixtas, orbiculares u ovado-acuminadas .... *P.* ×*barlettii*
3b. Escamas del rizoma monomorfas, ovado acuminadas a caudadas; peciolo espaciadamente escamoso (<50%); escamas abaxiales de la lámina con dominancia de escamas ovado acuminada a aristadas .... *P.* ×*arreguiniae*
4a. Rizoma esbelto (mayor a 1 mm de diámetro) con escamas (ápice meristemático) estrechamente ovado-acuminadas, 1.0-1.5 × 0.4-0.6 mm, fuertemente bicoloras, con una banda de celdillas clatradas a subclatradas negra y un ancho margen café claro .... *P.* ×*pueblensis*
4b. Rizoma delgado (0.4-0.8 mm de diámetro) con escamas orbiculares a ovadas, menores a 1 mm, concoloras o estrechamente marginadas 5
5a. Hojas manifiesta y regularmente pinnadas, gradualmente reducidas hacia el ápice; escamas de la lámina ovado-aristadas .... *P.* ×*gracilis*
5b. Hojas simples, irregularmente lobadas a pinnatisectas (si acaso con uno o dos segmentos libres en la base); escamas de la lámina ovado-acuminados a mucronado 6
6a. Hoja con peciolo algo aplanado; lámina con las venas secundarias no visibles, irregularmente ondulada a lobada; escamas del rizoma orbiculares a ovadas, 0.2-0.3 mm de longitud .... *P.* ×*sordidula*
6b. Hoja con peciolo terete; lámina que deja ver las venas secundarias en la porción basal; irregularmente lobada a seccionada; escamas del rizoma lanceoladas, 0.5-0.8 mm de longitud .... *P.* ×*melanoneuron*

Finalmente, la presencia de híbridos no solo está relacionada con aspectos de la biodiversidad, sino que son una herramienta para entender diferentes procesos de especiación y, sobre todo pueden auxiliar a comprender las relaciones taxonómicas entre grupos intragenéricos, debido a la facilitación diferencial en la compatibilidad

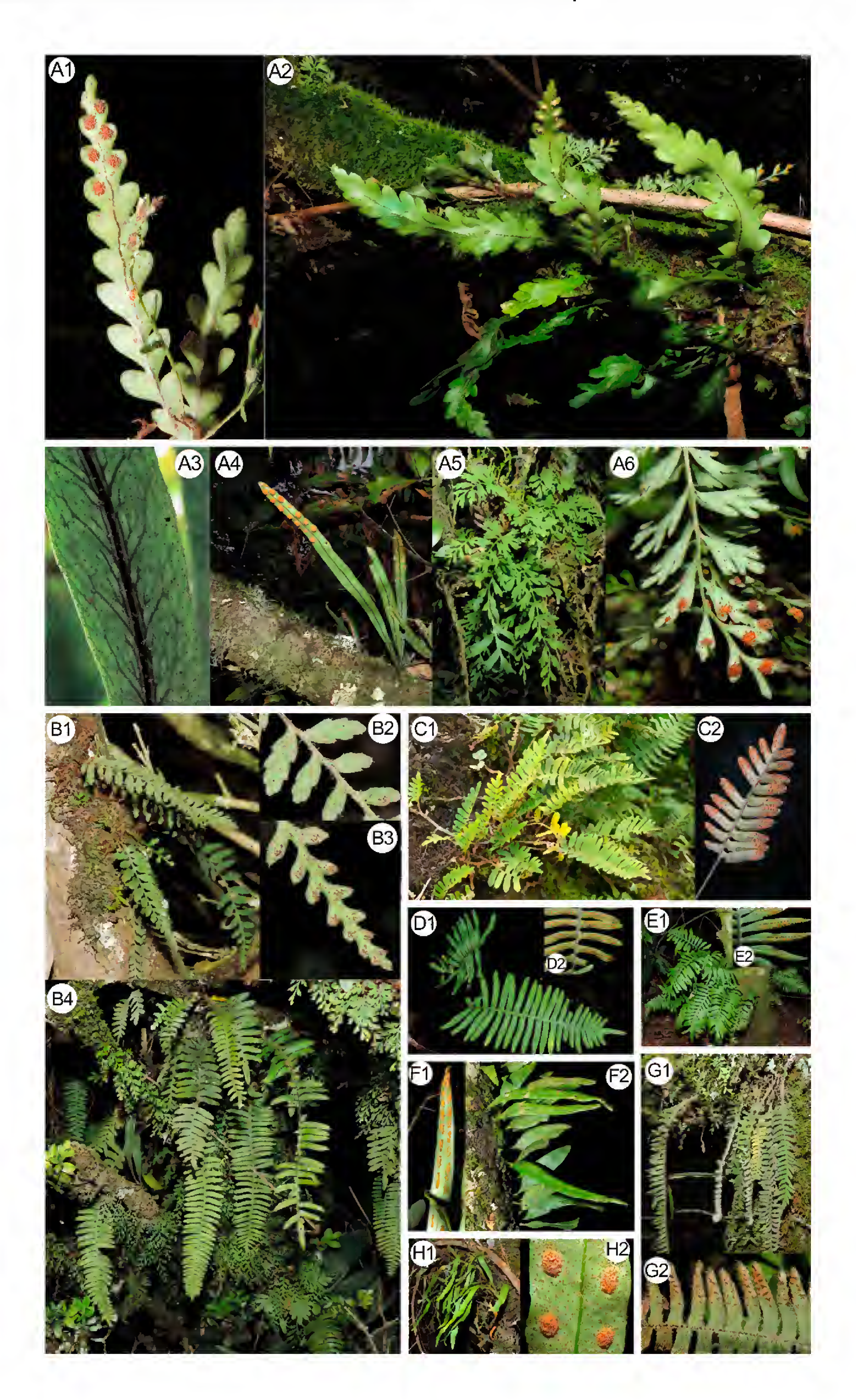
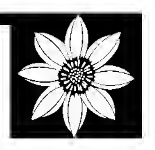


Figura 3: Lámina con fotografías de los híbridos y algunas de las especies parentales mencionadas en el trabajo. A. *Pleopeltis* ×*melanoneuron* Mikel & Beitel; A1. cara abaxial con soros; A2. hábito de la planta; A3-A6. especies parentales; A3 y A4. *Pleopeltis crassinervata* (Fée) T. Moore, mostrando detalles taxonómicos (venación a contraluz y hábito respectivamente); A5 y A6. *P. fallax* (Schltdl. & Cham.) Mickel & Beitel, hábito y detalles de la cara abaxial respectivamente. B. *P.* ×*gracilis* A. Rojas & Tejero; B1-B3. detalles de la planta, hábito y acercamientos en cara abaxial; B4. colonia mixta de *P. villagranii* (Copel.) A.R. Sm. & Tejero y *P. fallax* bajo la protección de arbustos de Boj. C-H. especies de *Pleopeltis* Humb. & Bonpl. ex Willd. que frecuentemente forman híbridos: C. *P. polypodioides* (L.) E.G. Andrews & Windham; C1 y C2. hábito y cara abaxial mostrando soros. D. *P. madrensis* (J. Sm.) A.R. Sm. & Tejero; D1 y D2. hábito y cara abaxial respectivamente. E. *P. plebeia* (Schltdl. & Cham.) A.R. Sm. & Tejero. E1 y E2. hábito y cara abaxial respectivamente. F. *P. astrolepis* (Liebm.) E. Fourn., F1 y F2. detalle de los soros en cara abaxial y hábito respectivamente. G. *P. villagranii* (Copel.) A.R. Sm. & Tejero; G1 y G2. hábito y detalle de la cara abaxial mostrando soros y apariencia de las escamas. H. *P. polylepis* (A. Roem. ex Kunze) T. Moore var. *polylepis*; H1 y H2. hábito y detalles de la cara abaxial mostrando soros, escamas y costa verdosa.



genética (Wagner, 1963). Para el caso de *Pleopeltis*, un género rico en especies a partir de la nueva circunscripción formulada por Smith y Tejero (2014), aún están mal entendidos los subgrupos y por lo tanto no se han designado subgéneros. Justamente *Pleopeltis fallax* tiene una posición infragenérica incierta y en los grupos de *P. polypodioides*, *P. furfuracea* y *P. thyssanolepis* entre otros, las relaciones aún son muy obscuras (Smith y Tejero, 2014). Por ejemplo, es muy sugerente que los estudios moleculares de Otto et al. (2009) indiquen una cierta relación entre los últimos grupos mencionados y que a su vez, alguna de las especies componentes sean muy activas, en los procesos de hibridación.

Contribuciones de autores

ABCC, AFRA, LCO descubrieron los híbridos en campo, realizaron las descripciones morfológicas y contribuyeron con las figuras respectivas. JDTD verificó la taxonomía de las nuevas entidades, escribió el manuscrito, diseño la clave y las figuras. Todos los autores contribuyeron con la revisión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado en lo general como parte de los proyectos que los autores tienen en las instituciones donde laboran. Especialmente AFRA agradece a la Dirección de Investigación de la Universidad Nacional de Costa Rica, quienes a través del Fondo de Apoyo para el Fortalecimiento de Alianzas Estratégicas para el Desarrollo de Proyectos Colaborativos Internacionales financiaron su estancia en México.

Agradecimientos

Al Dr. Alan R. Smith de la universidad de California en Berkeley por la revisión crítica de fotografías del material analizado (*Pleopeltis* ×*pueblensis*). A los Dr. Fernando Chiang Cabrera y A.R. Smith por emitir opiniones respecto a la aplicación pertinente de los artículos del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (por sus siglas en inglés ICBN) a los híbridos aquí tratados. Al Centro Universitario de Vinculación y Transferencia de Tecnología (CUVyTT), Benemérita Universidad Autonóma de Puebla (BUAP) y Dalia Grego Valencia de la Unidad de Morfología y Función (UMF) de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala (FESI) por el valioso apoyo para la obtención de las microfotografías. Desde luego, la lectura crítica emitida por los dictaminadores anónimos y el editor de la revista auxiliaron a elevar el nivel académico y la claridad de este trabajo; a ellos un especial reconocimiento por su acuciosa labor.

Literatura citada

Aguilar-Rodríguez, S. 1998. Técnicas de laboratorio para el estudio de las embriófitas. In: Tejero Díez, J. D. y M. P. Granillo Velázquez (eds.). Plantae. Introducción al estudio de las plantas con embrión. 2a ed. Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Iztacala. Tlalnepantla, México. Pp. 247-285.

Anthony, N. C. y E. A. Schelpe. 1985. ×*Pleopodium*-a putative intergeneric fern hybrid from Africa. Bothalia 15: 555-559. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/1547633

Arreguín-Sánchez, M. L., J. Huerta-Zavala y A. Gutiérrez-Becerril. 2004. Un nuevo registro de *Pleopeltis* ×*sordidula* (Maxon ex Weath. in Weath) Mickel et Beitel, un híbrido entre *Pleopeltis astrolepis* (Liebm.) Fourn. y *Pleopeltis fallax* (Schldl. et. Cham.) Mickel et Beitel (Polypodiaceae, Pteridophyta) en Tlaxcala, México. Polibotánica 17: 39-43.

Barrington, D. S., C. H. Haufler y C. R. Werth. 1989. Hybridization, reticulation, and species concept in ferns. American Fern Journal 79(2): 55-64. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/1547160

Chang, H. M., W. L. Chiou y J. C. Wang. 2009. Molecular Evidence for Genetic Heterogeneity and the Hybrid Origin of *Acrorumohra subreflexipinna* from Taiwan. American Fern Journal 99(2): 61-77. DOI: http://dx.doi.org/10.1640/0002-8444-99.2.61

Farfán-Roldán, I., C. Gómez-Alanís y M. L. Arreguín-Sánchez. 2006. Un nuevo híbrido para México de *Pleopeltis polylepis* (Roemer ex Kunze) T. Moore var. *polylepis* × *Polypodium guttatum* Maxon. Polibotánica 22: 9-19.

Farfán-Roldán, I. M., Y. Salinas-Moreno, O. Mejía, S. Acosta-Castellanos y M. L. Arreguín-Sánchez. 2013. Distribu-

ción potencial del híbrido *Pleopeltis polylepis* (Roemer ex Kunze) T. Moore var. *polylepis* ×*Polypodium guttatum* Maxon (Polypodiaceae-Pteridophyta): Áreas probables de simpatría. Polibotánica 36: 63-78.

Gómez-Pignataro, L. D. 1975. Contribuciones a la pteridología costarricense. VIII. La hibridación en el trópico: *Microgramma* ×*Polypodium* y *P. aspidiolepis* Baker. Brenesia 6: 49-57.

Haufler, C. H., M. D. Windham y E. W. Rabe. 1995. Reticulate evolution in the *Polypodium vulgare* complex. Systematic Botany 20(2): 89-109. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2419442

Haufler, C. H., E. A. Hooper y J. P. Therrien. 2000. Models and mechanisms of speciation in pteridophytes: Implications of contrasting patterns in ferns representing temperate and tropical habitats. Plant Species Biology 15: 223-236.

Hooper, E. A. y C. H. Haufler. 1997. Genetic diversity and breeding system in a group of neotropical epiphytic ferns (*Pleopeltis*; Polypodiaceae). American Journal of Botany 84(12): 1664-1674. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2446464

JSTOR. 2000 a 2016. JSTOR Global Plants. Base de datos ITHACA. https://plants.jstor.org/ (consultado junio de 2015).

McNeill, J., F. R. Barrie, W. R. Buck, V. Demoulin, W. Greuter, D. L. Hawksworth, P. S. Herendeen, S. Knapp, K. Marhold, J. Prado, W. F. Prud'homme Van Reine, G. F. Smith, J. H. Wiersema y N. J. Turland. 2012. International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants. (Melbourne Code). International Association for Plant Taxonomy. http: //www.iapt-taxon.org/nomen/main.php (consultado noviembre de 2014).

Mickel, J. T. y J. M. Beitel. 1987. Notes on ×*Pleopodium* and *Pleopeltis* in Tropical America. American Fern Journal 77(1): 16-27. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/1547633

Mickel, J. T. y A. R. Smith. 2004. The Pteridophytes of Mexico. Memories of the New York Botanical Garden 88: 1-1054.

Otto, E. M., T. Janssen, H. P. Kreier y H. Schneider. 2009. New insights into the phylogeny of *Pleopeltis* and related neotropical genera (Polypodiaceae, Polypodiopsida). Molecular Phylogenetics and Evolution 53(1): 190-201. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2009.05.001

Reyes-Carrada, A. 2012. Un probable nuevo híbrido de *Pleopeltis* ×*Polypodium* del estado de Michoacán, México. Tesis de licenciatura. Instituto Politécnico Nacional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. México D.F., México. 59 pp.

Sigel, E. M., M. D. Windham, C. H. Haufler y K. M. Pryer. 2014. Phylogeny, divergence time estimates, and phylogeography of the diploid species of the *Polypodium vulgare* complex (Polypodiaceae). Systematic Botany 39(4): 1042-1055. DOI: http://dx.doi.org/10.1600/036364414X683921

Smith, A. R. y J. D. Tejero-Díez. 2014. *Pleopeltis* (Polypodiaceae), a redefinition of the genus and nomenclatural novelties. Botanical Sciences 92(1): 43-58.

Wagner, Jr., W. H. 1969. The role and taxonomic treatment of hybrids. BioScience 19(9): 785-789+795. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/1294787

Wagner, W. H. Jr. y F. S. Wagner 1975. A hybrid polypody from the New World tropics. The Fern Gazette 11: 125-135.

Wagner, Jr., W. H. F. S. Wagner y W. C. Taylor. 1986. Detecting Abortive Spores in Herbarium Specimens of Sterile Hybrids. American Fern Journal 76(3): 129-140. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/1547721

Acta Botanica Mexicana 119: 115-138 Abril 2017

Diversidad y distribución de la tribu Vernonieae (Asteraceae) en México

Diversity and distribution of the tribe Vernonieae (Asteraceae) in Mexico

Rosario Redonda-Martínez[1,2*]



1 Universidad Nacional Autónoma de México, Posgrado en Ciencias Biológicas, Avenida Ciudad Universitaria 3000, 04360 Coyoacán, Cd. Mx., México.

2 Adscripción actual: Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío, Avenida Lázaro Cárdenas 253, 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México.

* mrrm.unam@yahoo.com.mx

Citar como:
Redonda-Martínez, R. 2017. Diversidad y distribución de la tribu Vernonieae (Asteraceae) en México. Acta Botanica Mexicana 119: X-X. DOI

Recibido: 6 de marzo de 2016.
Revisado: 13 de octubre de 2016.
Aceptado: 23 de noviembre de 2016.

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: La tribu Vernonieae se distribuye principalmente en trópicos y subtrópicos de ambos hemisferios e incluye 21 subtribus, 118 géneros y alrededor de 1050 especies. Los objetivos de este trabajo son proporcionar una lista actualizada de las especies mexicanas de la tribu y aportar datos referentes a su distribución por estado, altitud, tipos de vegetación, hábito de crecimiento y fenología.

Métodos: Se realizó una revisión bibliográfica de diversos trabajos taxonómicos y colecciones científicas de México y algunas del extranjero.

Resultados clave: Se reconocen 73 especies y dos taxones infraespecíficos pertenecientes a 19 géneros que se agrupan en ocho subtribus. De los 19 géneros, tres son endémicos y tres introducidos; 47 especies y dos taxones infraespecíficos son endémicos y tres introducidos. Chiapas, Oaxaca y Veracruz concentran el mayor número de géneros y especies, además de Guerrero. En el bosque de *Pinus-Quercus* se encuentra la mayor diversidad de especies de Vernonieae, las cuales se distribuyen desde el nivel del mar hasta los 3000 m de altitud.

Conclusiones: Más de 60% de las especies de Vernonieae presentes en el país son endémicas y únicamente 4.2% corresponde a taxones introducidos.

Palabras clave: Compositae, endemismo, rareza, sinonimia.

Abstract:

Background and Aims: The tribe Vernonieae is distributed in the tropics and subtropics of both hemispheres and includes 21 subtribes, 118 genera and about 1050 species. The aims of this work are to provide an updated list of Mexican species of the tribe and contribute data concerning their distribution by state, altitude, vegetation types, growth habit and phenology.

Methods: A bibliographic review of several taxonomic works and scientific collections of Mexico and some foreign ones was carried out.

Key results: Seventy-tree species and two infraspecific taxa belonging to 19 genera are recognized, grouped in eight subtribes. Of these 19 genera, three are endemic and three are introduced, 47 species and two infraspecific taxa are endemic and three species are introduced. Chiapas, Oaxaca and Veracruz concentrate the largest number of genera and species, in addition to Guerrero. In the *Pinus-Quercus* forest can be encountered the largest diversity of Vernonieae species, which are distributed from sea level to 3000 m altitude.

Conclusions: More than 60% species of Vernonieae presents in country are endemic and only 4.2% correspond to introduced taxa.

Key words: Compositae, endemism, rarity, synonymy.

Introducción

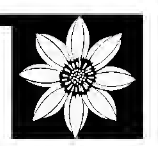
La tribu Vernonieae presenta cabezuelas homógamas discoides, flores actinomorfas generalmente moradas, a veces rosadas o blancas, estilos delgados con las ramas agudas, pilosas a lo largo de toda su extensión y polen equinado y triaperturado (Fig. 1). Es un grupo monofilético relacionado con Lactuceae y Liabeae, siendo



Figura 1: Características distintivas de Vernonieae. A. cabezuela de *Lepidonia callilepis* (Gleason) H. Rob. & V.A. Funk; B. flor de *Elephantopus mollis* Kunth, mostrando las ramas del estilo pilosas, re: ramas del estilo, an: antera, la flecha señala los granos de polen; C. polen de *L. callilepis* con ornamentación equinada. Fotografías A. Rosario Redonda-Martínez; B.-C. Berenit Mendoza-Garfías.

esta última su grupo hermano (Bremer, 1987; Keeley y Turner, 1990; Jansen et al., 1991; Keeley y Jansen, 1994; Kim y Jansen, 1995; Panero y Funk, 2002, 2008; Funk et al., 2005, 2009; Robinson, 2007; Robinson y Funk, 2011).

La delimitación tribal de Vernonieae se ha mantenido prácticamente sin cambios desde que fue propuesta por Cassini (1819). Sin embargo, en jerarquías subtribales y genéricas, la tribu ha presentado diversos problemas taxonómicos, debido principalmente al gran número de especies agrupadas en el género *Vernonia* Schreb., el cual hasta finales de la década de 1970, incluía 1000-1500 especies (Jones, 1977). Bajo este concepto *Vernonia* presentaba una enorme variación morfológica, la cual derivó en la descripción de una gran cantidad de especies, muchas de ellas actualmente reducidas a sinonimia. Los otros géneros reconocidos eran monotípicos o incluían menos de 10 especies. Bentham (1873) propuso una de las primeras clasificaciones infratribales con base en el arreglo de las cabezuelas, reconociendo dos subtribus: Euvernonieae y Lychnophoreae. En la primera subtribu incluyó a los taxones con cabezuelas separadas y en la segunda a los taxones con cabezuelas agregadas. Más de un siglo después,



Jones (1979a, 1981) enfocó su atención en *Vernonia* s.l., utilizando caracteres morfológicos, químicos, citológicos y palinológicos; reconoció dos subgéneros: *Vernonia* con distribución americana y *Orbisvestus* S.B. Jones, con distribución en el Viejo Mundo. Asimismo, dividió a cada subgénero en un gran número de secciones, subsecciones y series, las cuales lejos de resolver los problemas taxonómicos derivaron en una clasificación artificial. Sin embargo, en trabajos posteriores, realizados tanto con caracteres morfológicos (Keeley y Turner, 1990), como moleculares (Keeley y Jansen, 1994; Keeley et al., 2007), los dos subgéneros identificados por Jones se han mantenido como linajes independientes.

La propuesta de clasificación más reciente de la tribu (Keeley y Robinson, 2009) se fundamenta en los resultados de estudios filogenéticos, así como trabajos taxonómicos tradicionales en los que se han esclarecido los límites genéricos en complejos de especies de *Vernonia* s.l., el restablecimiento de varios géneros reducidos a sinonimia y la propuesta de nuevos géneros (Robinson, 1980, 1987a, 1987b, 1990, 1992, 1993). En esta propuesta se reconocen 21 subtribus, 118 géneros y alrededor de 1050 especies.

Vernonieae se distribuye en trópicos y subtrópicos de ambos hemiferios; en América su distribución abarca desde el sur de Canadá hasta el centro de Argentina; está ausente en el centro y sur de los Andes, la meseta baja del Amazonas y el oeste de Estados Unidos de América. Se ha propuesto que la tribu se originó en los trópicos porque en estas regiones se encuentran las especies ancestrales y los principales centros de diversidad, uno en América al sur de Brasil y otro en África (Jones, 1977, 1979a, 1981; Keeely y Turner, 1990; Keeley y Jansen, 1994).

Los objetivos de este estudio son proporcionar una lista actualizada de las especies mexicanas de Vernonieae y aportar datos referentes a su distribución por estado, altitud, tipos de vegetación, hábito de crecimiento y fenología.

Materiales y métodos

Se realizó una revisión minuciosa de diversos trabajos florístico-taxonómicos de la tribu Vernonieae (Gleason, 1906, 1922, 1923; Robinson y Reed, 1973; Jones, 1973; 1976, 1977, 1979b; King y Jones, 1975; Chapman y Jones, 1978; Jones y Stutts, 1981; McVaugh, 1984; Redonda-Martínez, 2006, 2016; Redonda-Martínez y Villaseñor, 2009, 2011, 2013, 2014; Redonda-Martínez y Martínez-Salas, 2015; Redonda-Martínez et al., 2016b; Robinson, 1980, 1987a, 1987b, 1990, 1992, 1993, 1999; Robinson y Funk, 1987; Turner, 1981, 1988, 1992, 1997, 2007; Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 1995), para generar un listado de las especies presentes en México. Asimismo, se revisaron ejemplares herborizados de Vernonieae, depositados en diversas colecciones científicas del país (CIB, CIIDIR, ENCB, FCME, IEB, MEXU, XAL, XALU) y el extranjero (CTES, F, MO, TEX, US), con la finalidad de cotejar el listado obtenido de la revisión bibliográfica con los ejemplares de herbario. Con base en los datos de las etiquetas de los ejemplares herborizados, se obtuvo información de fenología, distribución por estado y tipos de vegetación nombrados de acuerdo con la clasificación de Rzedowski (1978).

Resultados

Diversidad

En México la tribu Vernonieae está representada por ocho subtribus y 19 géneros, 73 especies y dos categorías infraespecíficas. Del total de los géneros, tres son endémicos: *Bolanosa* A. Gray, *Leiboldia* Schltdl. y *Stramentopappus* H. Rob. & V.A. Funk, y tres, *Cyanthillium* Blume, *Centratherum* Cass. y *Struchium* P. Browne, son introducidos. Seis se han segregado de *Vernonia* s.l. (Fig. 2): *Critoniopsis* Sch. Bip., *Leiboldia*, *Lepidaploa* (Cass.) Cass., *Lepidonia* S.F. Blake, *Stramentopappus* y *Vernonanthura* H. Rob. (Villaseñor et al., 1998). El género más diverso es *Critoniopsis* con 23 especies, seguido de *Vernonia* s.s. con 17 y dos categorías infraespecíficas, mientras que *Bolanosa* es monotípico. Del total de especies, 47 y dos categorías infraespecíficas son endémicas y tres introducidas. Las 23 especies restantes extienden su distribución hacía Estados Unidos de América, las Antillas, Centro y Sud-

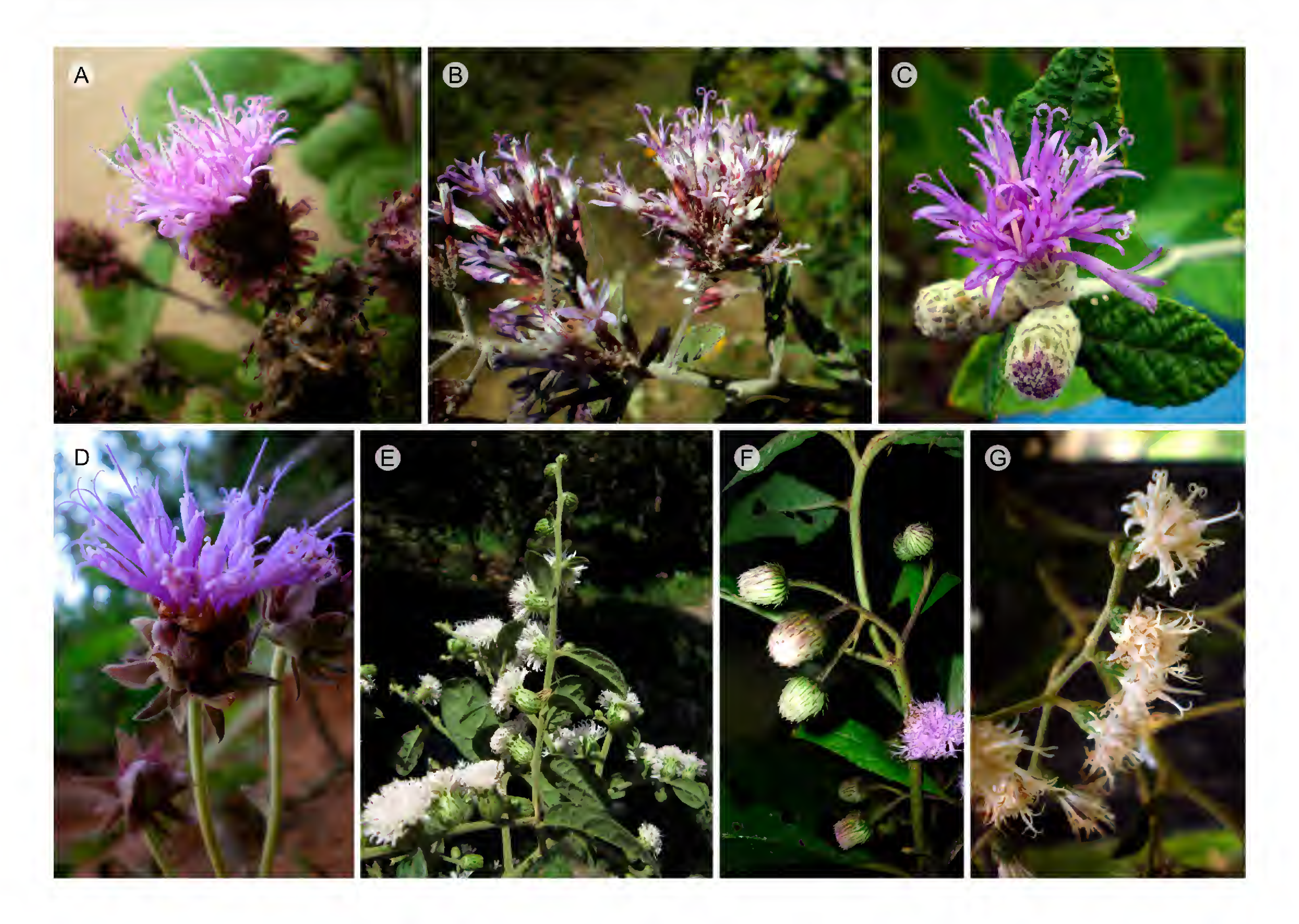


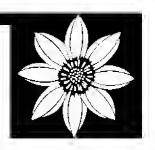
Figura 2: Géneros segregados de *Vernonia* Schreb., y especies mexicanas representativas de Vernonieae. A. *Vernonia karvinskiana* DC. subsp. *inuloides* (DC.) S.B. Jones, B. *Critoniopsis tomentosa* (La Llave & Lex.) H. Rob., C. *Leiboldia guerreroana* (S.B. Jones) H. Rob., D. *Lepidonia callilepis* (Gleason) H. Rob. & V.A. Funk, E. *Stramentopappus pooleae* (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk, F. *Lepidaploa tortuosa* (L.) H. Rob., G. *Vernonanthura patens* (Kunth) H. Rob. Fotografías A-D, G. Rosario Redonda-Martínez; E. Esteban Martínez-Salas; F. Jesús López-Santiago.

américa, y el Viejo Mundo; tres de ellas se comparten con el sur de Estados Unidos, cinco con Centroamérica, ocho con Centro y Sudamérica y cinco con Estados Unidos de América, Centro y Sudamérica y el Viejo Mundo, incluyendo en esta última categoría a las especies introducidas.

A continuación se presenta la lista de especies reconocidas y el nomenclátor taxonómico de la tribu Vernonieae en México. Los taxones se agrupan en subtribus de acuerdo con la clasificación de Keeley y Robinson (2009). Las subtribus y especies están enumeradas de manera consecutiva, con números romanos y arábigos, respectivamente. Los nombres válidos de cada especie están resaltados en negritas; las especies endémicas están precedidas por un asterisco (*) y las introducidas por el signo más (+), los nombres que carecen de símbolo corresponden a taxones nativos de México pero con distribución en otras regiones del mundo. Los sinónimos homotípicos están precedidos por el signo (≡) y los heterotípicos por el símbolo de (=).

I. Subtribu Centratherinae

1. +***Centratherum punctatum*** Cass., Dict. Sci. Nat. 7: 384. 1817.



=*Centratherum intermedium* (Link) Less., Linnaea 4: 320. 1829.

=*Centratherum muticum* (Kunth) Less., Linnaea 4: 320. 1829.

≡*Baccharoides punctatum* (Cass.) Kuntze, Rev. Gen. Pl., 1: 320. 1891.

=*Baccharoides muticum* (Kunth) Kuntze, Rev. Gen. Pl., 1: 320. 1891.

II. Subtribu Erlangeinae

2. + ***Cyanthillium cinereum*** (L.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 103: 252. 1990.

≡*Vernonia cinerea* (L.) Less., Linnaea 4: 291. 1829.

≡*Cacalia cinerea* (L.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 1: 323. 1891.

III. Subtribu Elephantopinae

3. ***Elephantopus mollis*** Kunth, Nov. Gen. Sp., folio ed. 4: 20. 18 18.

=*Elephantopus hypomalacus* S.F. Blake, Contr. Gray Herb. 52: 20. 1917.

4. ***Orthopappus angustifolius*** (Sw.) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 238. 1906.

≡*Elephantoppus angustifolius* Sw., Prodr. 115. 1788.

5. ***Pseudelephantopus spicatus*** (Juss. ex Aubl.) Rohr, Skr. Naturh.-Selsk. Kjob. 2: 214. 1792.

≡*Elephantopus spicatus* Juss. ex Aubl., Hist. Pl. Guiane 2: 808. 1775.

IV. Subtribu Leiboldiinae

6. *****Bolanosa coulteri*** A. Gray, Smithsonian Contr. Knowl. 3: 82. 1852.

≡*Vernonia coulteri* (A. Gray) B.L. Turner, Brittonia 33: 405. 1981.

=*Vernonia floccosa* M.E. Jones, Contr. West. Bot. 18: 69. 1933. non Gardn. 1846.

7. ****Leiboldia guerreroana*** (S.B. Jones) H. Rob., Phytologia 87: 82. 2005.

≡*Vernonia guerreroana* S.B. Jones, Castanea 44: 233. 1979.

8. ****Leiboldia serrata*** (D. Don) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 164. 1906.

≡*Diazeuxis serrata* D. Don, Trans. Linn. Soc. 16: 254. 1830.

=*Vernonia arctioides* Less., Linnaea 6: 400. 1831.

=*Leiboldia arctioides* (Less.) Schltdl., Linnaea 19: 743. 1847.

=*Vernonia leiboldiana* Schltdl., Linnaea 19: 742. 1847.

=*Cacalia leiboldiana* (Schltdl.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 970. 1891.

=*Leiboldia leiboldiana* (Schltdl.) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 163. 1906.

9. ****Lepidonia alba*** Redonda-Mart. & E. Martínez, Syst. Bot. 40: 1139. 2015.

10. ****Lepidonia callilepis*** (Gleason) H. Rob. & V.A. Funk, Bot. Jahrb. Syst. 108: 225. 1987.

≡*Vernonia callilepis* Gleason, N. Amer. F1. 33: 91. 1922.

11. ****Lepidonia jonesii*** (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk, Bot. Jahrb. Syst. 108: 225. 1987.

≡*Vernonia jonesii* B.L. Turner, Brittonia 33: 408.

12. ****Lepidonia mexicana*** (Less.) H. Rob. & V.A. Funk, Bot. Jahrb. Syst. 108: 225. 1987.

≡*Vernonia mexicana* Less., Linnaea 6: 680. 1831.

≡*Cacalia mexicana* (Less.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 970. 1891.

≡*Leiboldia mexicana* (Less.) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 163. 1906.

13. ***Lepidonia salvinae*** (Hemsl.) H. Rob. & V.A. Funk, Bot. Jahrb. Syst. 108: 225. 1987.

≡*Vernonia salvinae* Hemsl., Biol. Centr.-Amer. Bot. 2: 73. 1881.

≡*Cacalia salvinae* (Hemsl.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 970. 1891.

≡*Leiboldia salvinae* (Hemsl.) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 162. 1906.

14. ****Lepidonia wendtiana*** (B.L. Turner) Redonda-Mart. & Villaseñor, Rev. Mex. Biodivers. 84: 984. 2013.

≡*Vernonia wendtiana* B.L. Turner, Phytologia 82: 275. 1997.

15. ***Stramentopappus congestiflorus** Redonda-Mart. & Villaseñor, Rev. Mex. Biodivers. 85: 2. 2014.

16. ***Stramentopappus pooleae** (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk, Bot. Jahrb. Syst. 108: 227. 1987.
≡*Vernonia pooleae* B.L. Turner, Brittonia 33: 406. 1981.

V. Subtribu Lepidaploinae

17. ***Harleya oxylepis*** (Benth.) S.F. Blake, J. Wash. Acad. Sci. 22: 381. 1932.
≡*Oliganthes oxylepis* Benth., Gen. Pl. 2: 233. 1873.

18. ***Lepidaploa boquerona** (B.L. Turner) H. Rob., Smithsonian Contr. Bot. 89: 70. 1999.
≡*Vernonia boquerona* B.L. Turner, Phytologia 81: 115. 1996.

19. ***Lepidaploa canescens*** (Kunth) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 103: 481. 1990.
≡*Vernonia canescens* Kunth, Nov. Gen. Sp. (folio) 4: 27. 1818.
=*Vernonia hirsutivena* Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 175. 1906.
=*Vernonia purpusii* Brandegee, Univ. Calif. Publ. Bot. 6: 197. 1915.
=*Vernonia cuneifolia* (Britton) Gleason, Amer. J. Bot. 10: 301. 1923, non Gardn., 1846.
≡*Cacalia canescens* (Kunth) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 969. 1891.
=*Vernonia rusbyi* Gleason, Amer. J. Bot. 19: 753. 1932.

20. ***Lepidaploa diazlunana** (B.L. Turner) H. Rob., Smithsonian Contr. Bot. 89: 71. 1999.
≡*Vernonia diazlunana* B.L. Turner, Phytologia 69: 169. 1990.

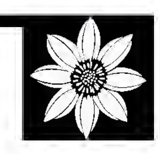
21. ***Lepidaploa koelzii** (McVaugh) H. Rob., Smithsonian Contr. Bot. 89: 71. 1999.
≡*Vernonia koelzii* McVaugh, Contr. Univ. Mich. Herb. 9: 480. 1972.

22. ***Lepidaploa polypleura*** (S.F. Blake) H. Rob., Smithsonian Contr. Bot. 89: 72. 1999.
≡*Vernonia polypleura* S.F. Blake, J. Wash. Acad. Sci. 28: 478. 1938.

23. ***Lepidaploa remotiflora*** (Rich.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 103: 491. 1990.
≡*Vernonia remotiflora* Rich., Actes Soc. Hist. Nat. Paris. 1: 112. 1792.
=*Vernonia acilepis* Benth. ex Orsted, Vidensk. Meddel. Dansk Naturhist. Foren. Kjob. 1852: 68. 1853.
≡*Cacalia remotiflora* (Rich.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 970. 1891.

24. ***Lepidaploa salzmanii*** (DC.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 103: 493. 1990.
≡*Vernonia salzmannii* DC., Prodr. 5: 55. 1836.
=*Vernonia poeppigiana* DC., Prodr. 5: 55. 1836, non DC., Prodr. 5: 20. 1836.
=*Vernonia argyropappa* H. Buek, Gen. Sp. Synon. Cand. 2: 5. 1840.
=*Cacalia argyropappa* (H. Buek) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 969. 1891.
≡*Cacalia salzmannii* (DC.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 971. 1891.
=*Cacalia poeppigiana* (DC.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 971. 1891.

25. ***Lepidaploa tortuosa*** (L.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 103: 495. 1990.
≡*Conyza tortuosa* L., Sp. Pl. 2: 862. 1753.
=*Conyza scandens* Mill., Gard. Dict. (ed. 8). 11. 1768.
=*Vernonia schiedeana* Less., Linnaea 6: 399. 1831.
=*Vernonia seemanniana* Steetz, Bot. Voy. Herald 139. 1854.
=*Cacalia schiedeana* (Less.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 971. 1891.
=*Cacalia seemanniana* (Steetz) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 971. 1891.
=*Vernonia vernicosa* Klatt, Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique. 35: 294. 1896.
=*Vernonia vernicosa* Klatt var. *comosa* Greenm., Proc. Amer. Acad. Arts. 39: 98. 1903.



≡*Vernonia tortuosa* (L.) S.F. Blake, Proc. Biol. Soc. Wash. 39: 144. 1926.

26. ***Lepidaploa uniflora*** (Mill.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 103: 496. 1990.

≡*Conyza uniflora* Mill., Gard. Dict. (ed. 8). 13. 1768.

≡*Cacalia uniflora* (Mill.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 969. 1891.

=*Vernonia ctenophora* Gleason, Bull. Torrey Bot. Club. 46: 243. 1919.

27. ***Stenocephalum jucundum*** (Gleason) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 100: 583. 1987.

≡*Vernonia jucunda* Gleason, Bull. Torrey Bot. Club. 46: 248. 1919.

28. +***Struchium sparganophorum*** (L.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 1: 366. 1891.

≡*Ethulia sparganophora* L., Sp. Pl. ed. 2, 1171. 1763.

≡*Sparganophorus sparganophora* (L.) C. Jeffrey, Kew Bull. 43: 272. 1988. tautónimo illeg.

VI. Subtribu Piptocaphinae

29. ****Critoniopsis autumnalis*** (McVaugh) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 609. 1993.

≡*Vernonia autumnalis* McVaugh, Contr. Univ. Mich. Herb. 9: 477. 1972.

30. ****Critoniopsis baadii*** (McVaugh) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 609. 1993.

≡*Critoniopsis salicifolia* var. *baadii* McVaugh, Contr. Univ. Mich. Herb. 9: 484. 1972.

≡*Vernonia baadii* (McVaugh) S.B. Jones, Brittonia 25: 113. 1973.

31. ****Critoniopsis barbinervis*** (Sch. Bip.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 609. 1993.

≡*Vernonia barbinervis* Sch. Bip. in Seem., Bot. Voy. Herald 297. 1856.

≡*Cacalia barbinervis* (Sch. Bip.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 969. 1891.

≡*Eremosis barbinervis* (Sch. Bip.) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 232. 1906.

32. ****Critoniopsis feddemae*** (McVaugh) Villaseñor & Redonda-Mart., Rev. Mex. Biodivers. 84: 983. 2013.

≡*Vernonia feddemae* McVaugh, Contr. Univ. Mich. Herb. 9: 480. 1972.

33. ****Critoniopsis foliosa*** (Benth.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 614. 1993.

≡*Monosis foliosa* Benth., Pl. Hartw. 19. 1839.

=*Vernonia steetzii* Sch. Bip. in Seem., Bot. Voy. Herald 297. 1856.

=*Vernonia steetzii* var. *callilepis* Sch. Bip. in Seem., Bot. Voy. Herald 297. 1856.

≡*Vernonia foliosa* (Benth.) Sch. Bip., Jahresber. Pollichia 18/19: 161. 1891, non Gardn. 1846.

=*Cacalia steetzii* (Sch. Bip.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 971. 1891.

≡*Eremosis foliosa* (Benth.) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 228. 1906.

=*Eremosis steetzii* (Sch. Bip.) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 230. 1906.

=*Vernonia mucronata* S.F. Blake, Contr. Gray Herb. 52: 19. 1917.

=*Eremosis callilepis* (Sch. Bip.) Gleason, N. Amer. Fl. 33: 98. 1922.

=*Vernonia aristifera* S.F. Blake, Contr. U.S. Natl. Herb. 23: 1415. 1926.

=*Vernonia steetzii* var. *aristifera* (S.F. Blake) McVaugh, Contr. Univ. Mich. Herb. 9: 484. 1972.

34. ****Critoniopsis heydeana*** (J.M. Coult.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 614. 1993.

≡*Vernonia heydeana* J.M. Coult., Bot. Gaz. (Crawfordsville) 20: 42. 1895.

≡*Eremosis heydeana* (J.M. Coult) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 234. 1906.

35. ***Critoniopsis leiocarpa*** (DC.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 615. 1993.

≡*Vernonia leiocarpa* DC., Prodr. 5: 34. 1836.

≡*Cacalia leiocarpa* (DC.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 970. 1891.

≡*Eremosis leiocarpa* (DC.) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 232. 1906.

=*Eremosis melanocarpa* Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 232. 1906.

=*Vernonia melanocarpa* (Gleason) S.F. Blake, Contr. Gray Herb. 52: 18. 1917.

36. ***Critoniopsis littoralis*** (Brandegee) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 616. 1993.

≡*Vernonia littoralis* Brandegee, Erythea 7: 3. 1899.

≡*Eremosis littoralis* (Brandegee) Gleason, N. Amer. Fl. 33: 100. 1922.

37. ***Critoniopsis macphersonii*** (S.B. Jones & Stutts) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 616. 1993.

≡*Vernonia macphersonii* S.B. Jones & Stutts, Brittonia 33: 546. 1981.

38. ***Critoniopsis macvaughii*** (S.B. Jones) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 616. 1993.

≡*Vernonia macvaughii* S.B. Jones, Brittonia 25: 105. 1973.

39. ***Critoniopsis obtusa*** (Gleason) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 617. 1993.

≡*Eremosis obtusa* Gleason, N. Amer. Fl. 33: 99. 1922.

≡*Vernonia obtusa* (Gleason) S.F. Blake, Contr. U.S. Natl. Herb. 23: 1415. 1926.

=*Vernonia obtusa* subsp. *parkeri* S.B. Jones, Brittonia 25: 108. 1973.

=*Vernonia duncanii* S.B. Jones, Brittonia 25: 108. 1973.

=*Vernonia duncanii* subsp. *bartlettii* S.B. Jones, Brittonia 25: 110. 1973

=*Vernonia obtusa* var. *bartlettii* (S.B. Jones) B.L. Turner, Phytologia 66: 462. 1989.

=*Vernonia obtusa* var. *parkeri* (S.B. Jones) B.L. Turner, Phytologia 66: 462. 1989.

=*Critoniopsis duncanii* (S.B. Jones) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 612. 1993.

40. ***Critoniopsis oolepis*** (S.F. Blake) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 617. 1993.

≡*Vernonia oolepis* S.F. Blake, Contr. Gray Herb. 52: 20. 1917.

≡*Eremosis oolepis* (S.F. Blake) Gleason, N. Amer. Fl. 33: 97. 1922.

41. ***Critoniopsis ovata*** (Gleason) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 617. 1993.

≡*Eremosis ovata* Gleason, Bull. Torrey Bot. Club 40: 331. 1913.

=*Vernonia durangensis* S.F. Blake, Contr. U.S. Natl. Herb. 22: 587. 1924.

=*Vernonia gleasonii* S.F. Blake, Contr. Gray Herb. 52: 17. 1917. non Ekman

42. ***Critoniopsis pallens*** (Sch. Bip.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 619. 1993.

≡*Vernonia pallens* Sch. Bip., Jahresber. Pollichia 18/19: 161. 1891.

≡*Eremosis pallens* (Sch. Bip.) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 228. 1906.

=*Vernonia michoacana* McVaugh, Contr. Univ. Mich. Herb. 9: 482. 1972.

43. ***Critoniopsis pugana*** (S.B. Jones & Stutts) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 620. 1993.

≡*Vernonia pugana* S.B. Jones & Stutts, Brittonia 33: 544. 1981.

44. ***Critoniopsis salicifolia*** (DC.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 621. 1993.

≡*Monosis salicifolia* DC., Prodr. 5: 77. 1836.

≡*Vernonia salicifolia* (DC.) Sch. Bip., Linnaea 20: 507. 1847, non Less. 1829, nec Gillies ex Hook. & Arn., 1835.

≡*Cacalia salicifolia* (DC.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 971. 1891.

=*Eremosis leiophylla* Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 231. 1906.

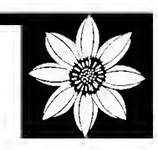
≡*Eremosis salicifolia* (DC.) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 231. 1906.

=*Vernonia leiophylla* (Gleason) S.F. Blake, Contr. Gray Herb. 52: 18. 1917.

45. ***Critoniopsis shannonii*** (J.M. Coult.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 621. 1993.

≡*Vernonia shannonii* J.M. Coult., Bot. Gaz. (Crawsfordville) 20: 42. 1895.

≡*Eremosis shanonii* (J.M. Coult.) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 234. 1906.



46. ***Critoniopsis solorzanoana** (Rzed. & Calderón) H. Rob., Smithsonian Contr. Bot. 89: 64. 1999.
≡*Vernonia solorzanoana* Rzed. & Calderón, Acta Bot. Mex. 32: 7. 1995.
47. ***Critoniopsis tarchonanthifolia** (DC.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 624. 1993.
≡*Monosis tarchonanthifolia* DC., Prodr. 5: 77. 1836.
=*Oliganthes kanvinskii* Sch. Bip., Linnaea 20: 505. 1847.
≡*Vernonia tarchonanthifolia* (DC.) Sch. Bip., Linnaea 20: 507. 1847.
=*Vernonia purpurascens* Sch. Bip. in Walp., Rep. Bot. Syst. 2: 945. 1843.
≡*Cacalia tarchonanthifolia* (DC.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 271. 1891.
=*Cacalia karwinskii* (Sch. Bip.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 270. 1891.
≡*Eremosis tarchonanthifolia* (DC.) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 230. 1906.
48. ***Critoniopsis tomentosa** (La Llave & Lex.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 624. 1993.
≡*Turpinia tomentosa* La Llave & Lex., Nov. Veg. Descr. 1: 24. 1824.
=*Vernonia paniculata* DC., Prodr. 5: 23. 1836.
≡*Monosis tomentosa* (La Llave & Lex.) DC., Prodr. 5: 77. 1836.
=*Vernonia purpurascens* Sch. Bip., Repert. Bot. Syst. 2: 945. 1843.
=*Vernonia monosis* Sch. Bip., Linnaea 20: 507. 1847.
≡*Cacalia tomentosa* (La Llave & Lex.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 969. 1891.
=*Cacalia monosis* (Sch. Bip.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 970. 1891.
=*Cacalia paniculata* (DC.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 970. 1891.
≡*Eremosis tomentosa* (La Llave & Lex.) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 229. 1906.
=*Eremosis purpurascens* (Sch. Bip.) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 233. 1906.
49. ***Critoniopsis triflosculosa*** (Kunth) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 624. 1993.
≡*Vernonia triflosculosa* Kunth, Nov. Gen. Sp. (folio) 4: 40. 1818.
=*Vernonia triantha* Nees & Schauer, Linnaea 19: 714. 1847.
≡*Cacalia triflosculosa* (Kunth) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 971. 1891.
=*Cacalia triantha* (Nees & Schauer) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 971. 1891.
=*Vernonia palmeri* Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 1: 101. 1891.
=*Eremosis palmeri* (Rose) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 233. 1906.
≡*Eremosis triflosculosa* (Kunth) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 233. 1906.
=*Vernonia chacalana* S.F. Blake, Contr. Gray Herb. 52: 19. 1917.
=*Vernonia triflosculosa* subsp. *palmeri* (Rose) S.B. Jones, Brittonia 25: 100. 1973.
=*Vernonia triflosculosa* var. *palmeri* (S.B. Jones) B.L. Turner, Phytologia 66: 464. 1989.
50. ***Critoniopsis uniflora** (Sch. Bip.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 625. 1993.
≡*Vernonia uniflora* Sch. Bip., Linnaea 20: 506. 1847.
=*Eupatorium uniflorum* Sessé & Moç., Pl. Nov. Hisp. 164. 1890.
≡*Cacalia uniflora* (Sch. Bip.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 968. 1891.
=*Cacalia baptizanda* Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 968. 1891.
51. ***Critoniopsis villaregalis** (Carvajal) H. Rob., Smithsonian Contr. Bot. 89: 65. 1999.
≡*Vernonia villaregalis* Carvajal, Phytologia 49: 193. 1981.
=*Vernonia tequilana* S.B. Jones & Stutts, Brittonia 33: 544. 1981.
=*Critoniopsis tequilana* (S.B. Jones & Stutts) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 624. 1993.

52. ***Piptocarpha poeppigiana*** (DC.) Baker, F1. Bras. 6: 131. 1873.
≡*Vernonia poeppigiana* DC. Prodr. 5: 20. 1836.
=*Piptocarpha chontalensis* Baker, F1. Bras. 6: 132. 1873.

VII. Subtribu Rolandrinae

53. ***Spiracantha cornifolia*** Kunth, Nov. Gen. Sp. (folio) 4: 27. 1818.

VIII. Subtribu Vernoniinae

54. ***Cyrtocymura scorpioides*** (Lam.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 100: 852. 1987.
≡*Conyza scorpioides* Lam., Encycl. Méthod. 238. 1786.
≡*Vernonia scorpioides* (Lam.) Pers., Syn. Plant. 2: 404. 1807.
≡*Lepidaploa scorpioides* (Lam.) Cass., Dict. Sci. Nat. 26: 16. 1823, comb. inval., previa a la publicación válida del género *Lepidaploa.*
≡*Cacalia scorpioides* (Lam.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 971. 1891.

55. ***Vernonanthura cordata*** (Kunth) H. Rob., Phytologia 73: 70. 1992.
≡*Vernonia cordata* Kunth, Nov. Gen. Sp. (folio) 4: 31. 1818.
≡*Cacalia cordata* (Kunth) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 969. 1891.
=*Vernonia morelana* Gleason, Bull. Torrey Bot. Club 46: 241. 1919.
=*Vernonia cordata* var. *hooveri* McVaugh, Contr. Univ. Mich. Herb. 9: 479. 1972.

56. ***Vernonanthura patens*** (Kunth) H. Rob., Phytologia 73: 72. 1992.
≡*Vernonia patens* Kunth, Nov. Gen. Sp. (folio) 4: 32. 1818.
=*Vernonia deppeana* Less., Linnaea 6: 398. 1831.
=*Vernonia haenkeana* DC., Prodr. 5: 37. 1836.
=*Vernonia aschenborniana* Schauer, Linnaea 19: 714. 1847.
=*Cacalia deppeana* (Less.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 970. 1891.
=*Vernonia viarum* M.E. Jones, Contr. West. Bot. 18: 69. 1933.
=*Vernonanthura deppeana* (Less.) H. Rob., Phytologia 73: 70. 1992.

57. ****Vernonia alamanii*** DC., Prodr. 5: 61. 1836.
≡*Cacalia alamanii* (DC.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 969. 1891.
=*Vernonia dictyophlebia* Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 203. 1906.
=*Vernonia alamanii* var. *dictyophlebia* (Gleason) McVaugh, Contr. Univ. Mich. Herb. 9: 477. 1972.

58. ****Vernonia barclayi*** H. Rob. & C.F. Reed, Phytologia 27: 52. 1973.

59. ****Vernonia bealliae*** McVaugh, Contr. Univ. Mich. Herb. 9: 477. 1972.
=*Vernonia corymbiformis* Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 199. 1906, non DC. 1836.

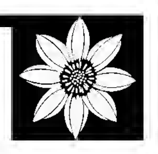
60. ****Vernonia boolleana*** Sch. Bip., Bot. Voy. Herald 297. 1856.

61. ****Vernonia confusa*** Redonda-Mart., Villaseñor & A. Campos, Phytotaxa. 282: 211. 2016.

62. ****Vernonia cronquistii*** S.B. Jones, Rhodora 78: 194. 1976.
≡*Vernonanthura cronquistii* (S.B. Jones) H. Rob., Phytologia 73: 70. 1992.

63. ****Vernonia faustiana*** (C.G. Chapm. & S.B. Jones) B.L. Turner, Phytologia 65: 136. 1988.
≡*Vernonia greggii* A. Gray subsp. *faustiana* G.C. Chapm. & S.B. Jones, Sida 7: 280. 1978.

64. ****Vernonia greggii*** A. Gray, Proc. Amer. Acad. Arts 17: 204. 1882.
=*Vernonia ervendbergii* A. Gray, Proc. Amer. Acad. Arts 17: 203. 1882.
=*Vernonia taylorae* Standl., Field Mus. Publ. Bot. 17: 224. 1937.
=*Vernonia schaffneri* A. Gray, Proc. Amer. Acad. Arts 17: 204. 1882.
=*Vernonia greggii* var. *palmeri* A. Gray, Proc. Amer. Acad. Arts 17: 204. 1882.
=*Vernonia greggii* subsp. *ervendbergii* (A. Gray) G.C. Chapm. & S.B. Jones, Sida 7: 279. 1978.



=*Vernonia greggii* subsp. *schaffneri* (A. Gray) G.C. Chapm. & S.B. Jones, 7: 279. 1978.

65. ***Vernonia hintoniorum*** B.L. Turner, Phytologia 77: 408. 1994.
≡*Vernonanthura hintoniorum* (B.L. Turner) H. Rob., Smithsonian Contr. Bot. 89: 85. 1999.

66. ****Vernonia joyaliae*** B.L. Turner, Phytologia 73: 16. 1992.

67a. ****Vernonia karvinskiana*** DC. **subsp. *karvinskiana***, Prodr. 5: 62. 1836.
=*Vernonia corymbiformis* DC., Prodr. 5: 62. 1836.
=*Cacalia corymbiformis* (DC.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 969. 1891.
≡*Cacalia karvinskiana* (DC.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 970. 1891.
=*Vernonia conzatii* B.L. Rob., Proc. Amer. Acad. 44: 615. 1909.

67b. ****Vernonia karvinskiana* subsp. *inuloides*** (DC.) S.B. Jones, Rhodora 78: 188. 1976.
≡*Vernonia inuloides* DC., Prodr. 5: 62. 1836.
≡*Cacalia inuloides* (DC.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 970. 1891.

68. ***Vernonia larsenii*** B.L. King & S.B. Jones, Brittonia 27: 84. 1975.
≡*Vernonia lindheimeri* var. *leucophylla* Larsen, Ann. Missouri Bot. Gard. 15: 333. 1928.

69. ****Vernonia liatroides*** DC., Prodr. 5: 34. 1836.
=*Vernonia ehrenbergiana* Sch. Bip., Linnaea 20: 513. 1847.
=*Eupatorium tulanum* Klatt, Abh. Naturf. Ges. Halle 15: 323. 1882.
≡*Cacalia liatroides* (DC.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 971. 1891.
=*Cacalia ehrenbergiana* (Sch. Bip.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 971. 1891.
=*Vernonia capraefolia* Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 200. 1906.
=*Vernonia liatroides* subsp. *ehrenbergiana* (Sch. Bip.) S.B. Jones, Rhodora 78: 192. 1976.
=*Vernonia liatroides* subsp. *gentryi* S.B. Jones, Rhodora 78: 193. 1976.
=*Vernonanthura liatroides* (DC.) H. Rob., Phytologia 73: 71. 1992.

70. ***Vernonia lindheimeri*** A. Gray & Engelm., Proc. Amer. Acad. Arts 1: 46. 1846.
≡*Cacalia lindheimeri* (A. Gray & Engelm.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 970. 1891.

71. ***Vernonia marginata*** (Torr.) Raf., Atl. J. 146. 1832.
≡*Vernonia altissima* var. *marginata* Torr., Ann. Lyc. New York 2: 210. 1827.
=*Vernonia jamesii* Torr. & A. Gray, Fl. N. Amer. 2: 58. 1841.
≡*Cacalia marginata* (Torr.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 968. 1891.
=*Vernonia tenuifolia* Small, Bull. Torrey Bot. Club 25. 145. 1898.

72. ***Vernonia oaxacana*** Sch. Bip. ex Klatt, Leopoldina 20: 74. 1894.
≡*Vernonanthura oaxacana* (Sch. Bip. ex Klatt) H. Rob., Phytologia 73: 72. 1992.

73. ****Vernonia serratuloides*** Kunth, Nov. Gen. Sp. (folio) 4: 33. 1818.
=*Vernonia sinclairii* Benth., Bot. Voy. Sulphur 109. 1845.
=*Perezia paniculata* A. Gray, Proc. Amer. Acad. Arts 21: 393. 1886.
=*Perezia vernonioides* A. Gray, Proc. Amer. Acad. Arts 22: 433. 1887.
≡*Cacalia serratuloides* (Kunth) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 970. 1891.
=*Cacalia sinclairii* (Benth.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 970. 1891.
=*Vernonia jaliscana* Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 198. 1906.
=*Vernonia umbellifera* Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 199. 1906.
=*Vernonia vernonioides* (A. Gray) Bacigalupi, Contr. Gray Herb. 97: 77. 1931.
=*Vernonia camporum* M.E. Jones, Contr. West. Bot. 18: 69. 1933.
=*Vernonia serratuloides* Kunth, subsp. *vernonioides* (A. Gray) S.B. Jones, Rhodora 78: 200. 1976.

=*Vernonanthura sinclairii* (Benth.) H. Rob., Phytologia 73: 73. 1992.

≡*Vernonanthura serratuloides* (Kunth) H. Rob., Phytologia 73: 73. 1992.

Especie excluida

Lepidaploa arborescens (L.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 103: 481. 1990.

Distribución geográfica

Chiapas, Oaxaca y Veracruz concentran el mayor número de géneros y especies, además de Guerrero. En primer lugar se encuentra Oaxaca con 34 especies y dos categorías infraespecíficas, en segundo lugar están Chiapas y Guerrero con 23; en tercero, Veracruz con 22 taxones; mientras que en la península de Baja California, la tribu está ausente (Cuadro 1). Las especies de Vernonieae se distribuyen desde el nivel del mar hasta los 3000 m de altitud.

Distribución por tipos de vegetación

Los bosques de *Pinus-Quercus* concentran la mayor cantidad de especies con 43 y dos categorías infraespecíficas. En segundo lugar se encuentran los bosques de *Quercus*, con 40 especies y dos categorías infraespecíficas y en tercero los bosques mesófilos de montaña con 35 especies.

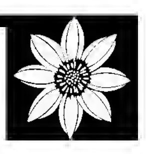
En el Cuadro 2 se desglosa la distribución por estado, tipos de vegetación y rango de altitud en el que se han colectado cada una de las especies reconocidas. En el cuadro 3 se incluyen datos de fenología y forma de vida de cada una de las especies.

Formas de vida y fenología

La mayoría de las especies de Vernonieae son arbustos o hierbas perennes, también se encuentran algunos árboles y trepadoras; solamente un taxon presenta hábito herbáceo (*C. cinereum*). La mayor parte de las especies presentan periodos de floración y fructificación de unos cuantos meses; sin embargo, seis taxones florecen y fructifican durante todo el año (Cuadro 3).

Cuadro 1: Diversidad de géneros y especies de Vernonieae, por estado. Los números en negritas corresponden al total de géneros y especies (incluyendo nativos, endémicos e introducidos), los números entre paréntesis representan los géneros o especies endémicos de un estado y los números entre corchetes los taxones introducidos. En la primera columna entre paréntesis se encuentran las abreviaturas de cada uno de los estados, las cuales se retoman en el cuadro 2.

Estado	Géneros	Especies
Aguascalientes (Ags.)	**1**	**2**
Campeche (Camp.)	**6**	**8** [1]
Chihuahua (Chih.)	**2**	**4**
Chiapas (Chis.)	**15** [3]	**23** (2) [3]
Ciudad de México (Cd. Mx.)	**1**	**1**
Coahuila (Coah.)	**1**	**5** (1)
Colima (Col.)	**5**	**10** (1)
Durango (Dgo.)	**3**	**10**
Guanajuato (Gto.)	**3**	**7**
Guerrero (Gro.)	**9**	**23** (1) [1]
Hidalgo (Hgo.)	**6**	**10**
Jalisco (Jal.)	**8**	**20** (4)
México (Méx.)	**5**	**9**
Michoacán (Mich.)	**5**	**14** (1)
Morelos (Mor.)	**4**	**8**
Nayarit (Nay)	**7**	**13** (1)
Nuevo León (N.L.)	**2**	**2**
Oaxaca (Oax.)	**14** (1) [2]	**34** (6) [2]
Puebla (Pue.)	**9** [1]	**14** [1]
Querétaro (Qro.)	**5**	**12**
Quintana Roo (Q. Roo)	**8** [1]	**7** [1]
San Luis Potosí (S.L.P.)	**7**	**11**
Sinaloa (Sin.)	**5**	**8**
Sonora (Son.)	**3**	**5** (2)
Tabasco (Tab.)	**9** [3]	**11** [1]
Tamaulipas (Tam.)	**3**	**4** (1) [2]
Veracruz (Ver.)	**13** [2]	**22** [2]
Yucatán (Yuc.)	**8** [1]	**9** [1]
Zacatecas (Zac.)	**3**	**9**

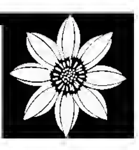


Cuadro 2: Distribución por estado, tipos de vegetación e intervalos altitudinales de especies de la tribu Vernonieae presentes en México. Las especies endémicas están precedidas por un asterisco y las introducidas por el signo +. Los tipos de vegetación se abrevian de la siguiente manera: bosque de *Abies* (BA), bosque de galería (BG), bosque mesófilo de montaña (BMM), bosque de *Juniperus* (BJ), bosque de *Pinus* (BP), bosque de *Pinus-Quercus* (BPQ), bosque de *Quercus* (BQ), bosque tropical perennifolio (BTP), bosque tropical caducifolio (BTC), bosque tropical subcaducifolio (BTSC), manglar (MAN), matorral xerófilo (MX), palmar (PAL), pastizal incluyendo sabana (PAZ), cultivada (CU) y vegetación secundaria (VS). El rango de altitud está dado en metros sobre el nivel del mar.

Subtribu	Especie	Distribución por estado	Tipo de vegetación	Altitud
Centratherinae	+ *Centratherum punctatum* Cass.	Chis., Gro., Oax., Pue., Tab., Ver., Centro a Sudamérica, Antillas, Asia, Australia	CU, VS	20-1450
Erlangeinae	+ *Cyanthillium cinereum* (L.) H. Rob.	Camp., Chis., Oax., Q. Roo, Tab., Ver., Yuc., Centro a Sudamérica, Antillas, África, Asia, Australia	VS	0-400
Elephantopinae	*Elephantopus mollis* Kunth	Chis., Col., Gro., Jal., Méx., Nay., Oax., Pue., Qro., S.L.P., Sin., Tab., Tam., Ver., Estados Unidos de América, Centro a Sudamérica, Antillas, África, Asia, Australia	BG, BMM, BP, BPQ, BQ, BTC, BTP, BTSC, PAL, PAZ, VS	0-2360
	Orthopappus angustifolius (Sw.) Gleason	Chis., Gro., Oax., S.L.P., Ver., Centro a Sudamérica, Antillas	BPQ, PAZ, VS	25-1200
	Pseudelephantopus spicatus (Juss. ex Aubl.) Rohr	Camp., Chis., Col., Dgo., Gro., Hgo., Jal., Méx., Mich., Mor., Nay., Oax., Pue., Qro., S.L.P., Sin., Son., Tab., Ver., Yuc., Estados Unidos de América, Centro a Sudamérica, Antillas, África, Asia, Australia	BG, BJ, BMM, BP, BPQ, BQ, BTC, BTP, BTSC, PAZ, VS	0-2200
Leiboldiinae	* *Bolanosa coulteri* A. Gray	Gto., Jal., Mich., Nay., Zac.	BMM, BPQ, BQ, BTC, BTSC, PAZ, VS	520-2139
	* *Leiboldia guerreroana* (S.B. Jones) H. Rob.	Gro., Oax.	BMM, BP, BPQ, BQ, BTC	800-1950
	* *Leiboldia serrata* (D. Don) Gleason	Hgo., Oax., Pue., Qro., Ver.	BMM, BP, BPQ, BTP, BTSC, VS	270-2200
	* *Lepidonia alba* Redonda-Mart. & E. Martínez	Chis.	BMM	2162
	* *Lepidonia callilepis* (Gleason) H. Rob. & V.A. Funk	Gro., Oax.	BG, BMM, BP, BPQ, BQ	540-2400
	* *Lepidonia jonesii* (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk	Oax.	BMM, BPQ, BTP, VS	1170-2360
	* *Lepidonia mexicana* (Less.) H. Rob. & V.A. Funk	Pue., Ver.	BG, BMM, BQ, BTP	755-1700
	Lepidonia salvinae (Hemsl.) H. Rob. & V.A. Funk	Chis., Guatemala	BMM, BPQ, VS	454-2600
	* *Lepidonia wendtiana* (B.L. Turner) Redonda-Mart. & Villaseñor	Oax.	BMM, BTP	600-1000
	* *Stramentopappus congestiflorus* Redonda-Mart. & Villaseñor	Oax.	BMM, BP	2300-2850
	* *Stramentopappus pooleae* (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk	Oax.	BMM, BPQ, BQ	1090-2850
Lepidaploinae	*Harleya oxylepis* (Benth.) S.F. Blake	Chis., Q. Roo, Tab., Yuc., Centroamérica	BTP, BTSC	100-150

Cuadro 2: Continuación.

Subtribu	Especie	Distribución por estado	Tipo de vegetación	Altitud
	* *Lepidaploa boquerona* (B.L. Turner) H. Rob.	Chis.	BMM, BPQ	2255-2600
	Lepidaploa canescens (Kunth) H. Rob.	Chis., Col., Gro., Hgo., Jal., Nay., Oax., Qro., Q. Roo, S.L.P., Ver., Yuc., Centro a Sudamérica, Antillas	BG, BMM, BPQ, BQ, BTC, BTSC, PAZ, VS	5-2200
	* *Lepidaploa diazlunana* (B.L. Turner) H. Rob.	Gro.	BMM, BTP, BTSC	885-1650
	* *Lepidaploa koelzii* (McVaugh) H. Rob.	Col.	BTC	400-450
	Lepidaploa polypleura (S.F. Blake) H. Rob.	Chis., Oax., Centroamérica	BMM, BPQ, BQ, BTP	700-2200
	Lepidaploa remotiflora (Rich.) H. Rob.	Chis., Centro a Sudamérica, Antillas	BTP	100-900
	Lepidaploa salzmanii (DC.) H. Rob.	Chis., Gro., Hgo., Oax., Pue., Tab., Ver., Centro a Sudamérica	BG, BMM, BP, BQ, BTP, BTSC, VS	0-1700
	Lepidaploa tortuosa (L.) H. Rob.	Camp., Chis., Gro., Hgo., Oax. Pue., Qro., S.L.P., Tab., Ver., Centroamérica	BG, BMM, BP. BPQ, BQ, BTC, BTP, BTSC, MAN, MX, PAZ, VS	0-1870
	Lepidaploa uniflora (Mill.) H. Rob.	Camp., Q. Roo, Tab., Yuc., Centroamérica	BTC, BTSC, PAZ	12-280
	Stenocephalum jucundum (Gleason) H. Rob.	Chis., Oax., Centro a Sudamérica	BG, BP, BPQ, BQ, BTC, BTSC, PAZ	150-1100
	+ *Struchium sparganophorum* (L.) Kuntze	Chis., Tab. Centro a Sudamérica, Antillas, África, Asia, Australia	BTP, BTSC	0-400
Piptocaphinae	* *Critoniopsis autumnalis* (McVaugh) H. Rob.	Jal.	BPQ, BQ, BTC, BTSC	500-1000
	* *Critoniopsis baadii* (McVaugh) H. Rob.	Jal.	BMM, BPQ, BTC	950-2000
	* *Critoniopsis barbinervis* (Sch. Bip.) H. Rob.	Dgo., Sin.	BP, BPQ, BQ, BTC	100-2400
	* *Critoniopsis feddemae* (McVaugh) Villaseñor & Redonda-Mart.	Nay.	BTC	1000
	* *Critoniopsis foliosa* (Benth.) H. Rob.	Ags., Chih., Dgo., Gto., Jal., Nay., S.L.P., Zac.	BG, BP, BPQ, BQ, BTC, MX, PAZ	800-2500
	* *Critoniopsis heydeana* (J.M. Coult.) H. Rob.	Chis., Oax., Qro., S.L.P., Ver.	BG, BMM, BPQ, BQ, BTC, BTSC	850-2052
	Critoniopsis leiocarpa (DC.) H. Rob.	Chis., Gro., Mich., Oax., Ver., Centroamérica	BMM, BP, BPQ, BQ, BTC, BTP, VS	400-2500
	* *Critoniopsis littoralis* (Brandegee) H. Rob.	Col.	BTC	550-800
	* *Critoniopsis macphersonii* (S.B. Jones & Stutts) H. Rob.	Jal.	BMM, BPQ	850-1150
	* *Critoniopsis macvaughii* (S.B. Jones) H. Rob.	Gro., Oax., Pue.	BPQ, BQ, BTC, MX	1500-2500
	* *Critoniopsis obtusa* (Gleason) H. Rob.	Hgo., N.L., Qro., S.L.P., Tam., Ver.	BG, BMM, BP, BPQ, BQ, MX, VS	10-2400
	* *Critoniopsis oolepis* (S.F. Blake) H. Rob.	Camp., Q. Roo, Yuc.	BTC, BTP, BTSC, VS	5-74
	* *Critoniopsis ovata* (Gleason) H. Rob.	Chih., Dgo.	BTC, MX	600-1545



Cuadro 2: Continuación.

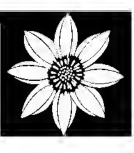
Subtribu	Especie	Distribución por estado	Tipo de vegetación	Altitud
	* *Critoniopsis pallens* (Sch. Bip.) H. Rob.	Gro., Méx., Mich., Mor.	BTC, MX	800-1200
	* *Critoniopsis pugana* (S.B. Jones & Stutts) H. Rob.	Jal.	BMM	1500-2000
	* *Critoniopsis salicifolia* (DC.) H. Rob.	Col., Cd. Mx., Gro., Jal., Méx., Mich., Mor., Nay., Oax., Pue.	BG, BMM, BP, BPQ, BQ, BTC, BTSC, MX	120-2450
	Critoniopsis shannonii (J.M. Coult.) H. Rob.	Chis., Guatemala	BMM	2200-2500
	* *Critoniopsis solorzanoana* (Rzed. & Calderón) H. Rob.	Mich.	BMM	2300
	* *Critoniopsis tarchonanthifolia* (DC.) H. Rob.	Oax.	BPQ, BQ	2250-2600
	* *Critoniopsis tomentosa* (La Llave & Lex.) H. Rob.	Gto., Gro., Jal., Méx., Mich., Oax., Qro., Ver., Zac.	BMM, BP, BPQ, BQ, BTC, MX, PAZ, VS	1200-2500
	Critoniopsis triflosculosa (Kunth) H. Rob.	Chis., Col., Dgo., Gro., Jal., Mich., Mor., Nay., Oax., Sin., Son., Ver., Centroamérica	BG, BMM, BPQ, BQ, BTC, BTSC, MX, PAL, PAZ, VS	10-1800
	* *Critoniopsis uniflora* (Sch. Bip.) H. Rob.	Ags., Col., Dgo., Gro., Jal., Méx., Nay., Oax., Pue., Ver., Zac.	BG, BMM, BP, BPQ, BQ, BTC, MX, PAL, PAZ, VS	900-2400
	* *Critoniopsis villaregalis* (Carvajal) H. Rob.	Jal., Mich., Zac.	BPQ, BQ, BTC, MX, PAZ, VS	850-2000
	Piptocarpha poeppigiana (DC.) Baker	Chis., Oax., Ver., Centro a Sudamérica	BMM, BTP, BTSC, VS	50-1200
Rolandrinae	*Spiracantha cornifolia* Kunth	Camp., Q. Roo., Tab., Ver., Yuc., Centro a Sudamérica, Antillas	BTC, BTP, BTSC, VS	10-300
Vernoniinae	*Cyrtocymura scorpioides* (Lam.) H. Rob.	Camp., Q. Roo, Yuc., Centro a Sudamérica	BTP, BTSC	30-50
	Vernonanthura cordata (Kunth) H. Rob.	Col., Gro., Jal., Méx., Mich., Mor., Nay., Oax., Ver.	BG, BMM, BP, BPQ, BQ, BTC, BTSC, MX, PAZ, VS	450-2800
	Vernonanthura patens (Kunth) H. Rob.	Camp., Chis., Col., Gro., Hgo., Jal., Mor., Nay., Oax., Pue., Qro., S.L.P., Sin., Ver., Tab., Yuc., Centro a Sudamérica.	BG, BMM, BP, BPQ, BQ, BTC, BTP, BTSC, PAZ, SAB, VS	5-2200
	* *Vernonia alamanii* DC.	Gto., Gro., Hgo., Jal., Méx., Mich., Mor., Pue., Qro., S.L.P., Ver.	BA,BG, BJ, BMM, BP, BPQ, BQ, BTC, MX, PAZ, VS	1050-2600
	* *Vernonia barclayi* H. Rob. & C.F. Reed	Son.	BQ	1800
	* *Vernonia bealliae* McVaugh	Jal., Mich.	BA, BG, BMM, BP, BPQ, BQ, BTC, VS	1100-2600
	* *Vernonia boolleana* Sch. Bip.	Dgo., Nay., Sin.	BPQ, BQ	1700
	* *Vernonia confusa* Redonda-Mart., Villaseñor & A. Campos	Oax.	BMM, BP, BPQ	1260-1790

Cuadro 2: Continuación.

Subtribu	Especie	Distribución por estado	Tipo de vegetación	Altitud
	* *Vernonia cronquistii* S.B. Jones	Gro., Oax.	BG, BP, BPQ, BQ	700-1950
	* *Vernonia faustiana* (C.G. Chapm. & S.B. Jones) B.L. Turner	Coah.	BPQ	1100-1750
	* *Vernonia greggii* A. Gray	Coah., Dgo., Gto., Hgo., N.L., Qro., S.L.P., Ver.	BJ, BMM, BP, BPQ, BQ, BTC, BTSC, MX, PAZ, VS	210-2950
	* *Vernonia hintoniorum* B.L. Turner	Tam.	BPQ, BQ	690-990
	* *Vernonia joyaliae* B.L. Turner	Son.	BPQ	750-800
	* *Vernonia karvinskiana* DC. subsp. *karvinskiana*	Gro., Oax., Pue.	BG, BMM, BP, BPQ, BQ, BTC, MX, VS	1400-2700
	* *Vernonia karvinskiana* DC. subsp. *inuloides* (DC.) S.B. Jones	Oax.	BG, BMM, BP, BPQ, BQ, VS	1440-2550
	Vernonia larsenii B.L. King & S.B. Jones	Coah., Estados Unidos de America	BQ , PAZ	500-900
	* *Vernonia liatroides* DC.	Chih., Dgo., Gto., Gro., Hgo., Jal., Méx., Mich., Mor., Nay., Oax., Pue., Qro., S.L.P., Sin., Tam., Zac.	BG, BJ, BMM, BP, BPQ, BQ, BTC, MX, VS	210-2370
	Vernonia lindheimeri A. Gray & Engelm.	Coah., Estados Unidos de America	BQ, BPQ, PAZ	1100-1450
	Vernonia marginata (Torr.) Raf.	Coah., Estados Unidos de America	BG	600-800
	Vernonia oaxacana Sch. Bip. ex Klatt	Chis., Oax., Guatemala	BG, BPQ, BQ, BTC, BTSC, VS	70-1580
	* *Vernonia serratuloides* Kunth	Chih., Dgo., Gto., Jal., Mich., Nay., Sin., Son., Zac.	BG, BP, BPQ, BQ, BTC, MX, PAZ, VS	20-2200

Cuadro 3: Formas de vida y fenología de las especies de Vernonieae presentes en México. Las especies endémicas están precedidas por un asterisco y las introducidas por el signo +.

Subtribu	Especie	Forma biológica	Fenología
Centratherinae	+*Centratherum punctatum* Cass.	hierbas perennes	ene-feb, jun-jul, sep-nov
Erlangeinae	+*Cyanthillium cinereum* (L.) H. Rob.	hierbas anuales	todo el año
Elephantopinae	*Elephantopus mollis* Kunth	hierbas perennes	todo el año
	Orthopappus angustifolius (Sw.) Gleason	hierbas perennes	jun-nov
	Pseudelephantopus spicatus (Juss. ex Aubl.) Rohr	hierbas perennes	todo el año
Leiboldiinae	**Bolanosa coulteri* A. Gray	hierbas perennes	ago-nov
	**Leiboldia guerreroana* (S.B. Jones) H. Rob.	hierbas perennes	oct-dic
	**Leiboldia serrata* (D. Don) Gleason	arbustos	oct-jul
	**Lepidonia alba* Redonda-Mart. & E. Martínez	arbustos	dic-ene
	**Lepidonia callilepis* (Gleason) H. Rob. & V.A. Funk	arbustos	sep-mar

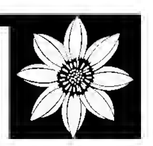


Cuadro 3: Continuación.

Subtribu	Especie	Forma biológica	Fenología
	**Lepidonia jonesii* (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk	arbustos	nov-may
	**Lepidonia mexicana* (Less.) H. Rob. & V.A. Funk	arbustos	mar-may, jul-sep
	Lepidonia salvinae (Hemsl.) H. Rob. & V.A. Funk	arbustos	jul-mar
	**Lepidonia wendtiana* (B.L. Turner) Redonda-Mart. & Villaseñor	árboles	abr
	**Stramentopappus congestiflorus* Redonda-Mart. & Villaseñor	arbustos	may-sep
	**Stramentopappus pooleae* (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk	arbustos	ene-abr, jul-ago
Lepidaploinae	*Harleya oxylepis* (Benth.) S.F. Blake	hierbas perennes	feb-jun
	**Lepidaploa boquerona* (B.L. Turner) H. Rob.	arbustos escandentes	nov-dic
	Lepidaploa canescens (Kunth) H. Rob.	arbustos escandentes	nov-ago
	**Lepidaploa diazlunana* (B.L. Turner) H. Rob.	arbustos erectos o escandentes	dic-may
	**Lepidaploa koelzii* (McVaugh) H. Rob.	arbustos erectos	oct-dic
	Lepidaploa polypleura (S.F. Blake) H. Rob.	árboles	oct-abr
	Lepidaploa remotiflora (Rich.) H. Rob.	hierbas perennes	ene-abr
	Lepidaploa salzmanii (DC.) H. Rob.	arbustos erectos	nov-may
	Lepidaploa tortuosa (L.) H. Rob.	arbustos escandentes	todo el año
	Lepidaploa uniflora (Mill.) H. Rob.	arbustos erectos	nov-may
	Stenocephalum jucundum (Gleason) H. Rob.	hierbas perennes	jul-dic
	+ *Struchium sparganophorum* (L.) Kuntze	hierbas perennes	feb-jun
Piptocaphinae	**Critoniopsis autumnalis* (McVaugh) H. Rob.	hierbas perennes	oct-dic
	**Critoniopsis baadii* (McVaugh) H. Rob.	arbustos	feb-abr, dic
	**Critoniopsis barbinervis* (Sch. Bip.) H. Rob.	arbustos	oct-mar
	**Critoniopsis feddemae* (McVaugh) Villaseñor & Redonda-Mart.	hierbas perennes	ago
	**Critoniopsis foliosa* (Benth.) H. Rob.	arbustos	todo el año
	**Critoniopsis heydeana* (J.M. Coult.) H. Rob.	arbustos	ene-abr
	Critoniopsis leiocarpa (DC.) H. Rob.	arbustos	oct-jun
	**Critoniopsis littoralis* (Brandegee) H. Rob.	arbustos escandentes	mar-jun
	**Critoniopsis macphersonii* (S.B. Jones & Stutts) H. Rob.	arbustos	feb-mar
	**Critoniopsis macvaughii* (S.B. Jones) H. Rob.	arbustos	sep-mar
	**Critoniopsis obtusa* (Gleason) H. Rob.	arbustos	jul-ene
	**Critoniopsis oolepis* (S.F. Blake) H. Rob.	arbustos	dic-abr
	**Critoniopsis ovata* (Gleason) H. Rob.	arbustos	mar-abr
	**Critoniopsis pallens* (Sch. Bip.) H. Rob.	arbustos	ene-mar

Cuadro 3: Continuación.

Subtribu	Especie	Forma biológica	Fenología
	**Critoniopsis pugana* (S.B. Jones & Stutts) H. Rob.	arbustos escandentes	feb
	**Critoniopsis salicifolia* (DC.) H. Rob.	arbustos	todo el año
	Critoniopsis shannonii (J.M. Coult.) H. Rob.	arbustos	dic-feb
	**Critoniopsis solorzanoana* (Rzed. & Calderón) H. Rob.	árboles	mar
	**Critoniopsis tarchonanthifolia* (DC.) H. Rob.	arbustos	nov-dic
	**Critoniopsis tomentosa* (La Llave & Lex.) H. Rob.	arbustos	sep-abr
	Critoniopsis triflosculosa (Kunth) H. Rob.	arbustos	sep-abr
	**Critoniopsis uniflora* (Sch. Bip.) H. Rob.	arbustos	oct-abr
	**Critoniopsis villaregalis* (Carvajal) H. Rob.	arbustos	dic-mar
	Piptocarpha poeppigiana (DC.) Baker	arbustos escandentes	mar-jun
Rolandrinae	*Spiracantha cornifolia* Kunth	hierbas perennes	oct-mar
Vernoniinae	*Cyrtocymura scorpioides* (Lam.) H. Rob.	arbustos escandentes	feb-may
	Vernonanthura cordata (Kunth) H. Rob.	árboles	dic-may
	Vernonanthura patens (Kunth) H. Rob.	árboles	todo el año
	**Vernonia alamanii* DC.	arbustos	sep-jun
	**Vernonia barclayi* H. Rob. & C.F. Reed	arbustos	abr-may
	**Vernonia bealliae* McVaugh	arbustos	nov-may
	**Vernonia boolleana* Sch. Bip.	hierbas perennes	oct-nov
	**Vernonia confusa* Redonda-Mart., Villaseñor & A. Campos	hierbas perennes	ago-dic
	**Vernonia cronquistii* S.B. Jones	hierbas perennes	oct-ene
	**Vernonia faustiana* (C.G. Chapm. & S.B. Jones) B.L. Turner	hierbas perennes	ago-sep
	**Vernonia greggii* A. Gray	hierbas perennes	feb-nov
	**Vernonia hintoniorum* B.L. Turner	arbustos	ago-nov
	**Vernonia joyaliae* B.L. Turner	hierbas perennes	abr-may
	**Vernonia karvinskiana* DC. subsp. *karvinskiana*	arbustos	jul-ene
	**Vernonia karvinskiana* DC. subsp. *inuloides* (DC.) S.B. Jones	arbustos	sep-may
	Vernonia larsenii B.L. King & S.B. Jones	hierbas perennes	jul-oct
	**Vernonia liatroides* DC.	hierbas perennes	ago-abr
	Vernonia lindheimeri A. Gray & Engelm.	hierbas perennes	jun-ago
	Vernonia marginata (Torr.) Raf.	hierbas perennes	jul-ago
	Vernonia oaxacana Sch. Bip. ex Klatt	arbustos	nov-jun
	**Vernonia serratuloides* Kunth	hierbas perennes	ago-dic



Discusión y conclusiones

A pesar de que en México la tribu Vernonieae no es un grupo tan diverso como ocurre con otras tribus de Asteraceae, entre las que destacan Heliantheae s.l. (117 géneros/1021 especies), Eupatorieae (32 géneros/541 especies), Astereae (43 géneros/400 especies), Helenieae s.l. (58 géneros/239 especies) y Senecioneae (21 géneros/240 especies) (Villarreal y Villaseñor, 2004), es importante señalar que más de 60% de las especies de Vernonieae presentes en el país son endémicas y únicamente 4.2% corresponde a taxones introducidos. Cuatro especies, *Critoniopsis feddemae*, *Lepidonia alba*, *Vernonia barclayi* y *V. joyalieae*, se conocen únicamente de la colección tipo, mientras que tres: *Lepidaploa boquerona, Lepidonia wendtiana* y *Vernonia confusa* se conocen de la colección tipo y una o dos colectas adicionales. Esto refleja el nivel de rareza de varios taxones de la tribu, que en el caso particular de las especies antes mencionadas correspondería al tipo 4, según la propuesta de Rabinowitz et al. (1986), pues tienen distribución geográfica restringida, alta especificidad del hábitat y las poblaciones son pequeñas (no más de 5 individuos, obs. pers.). Este nivel de rareza también es común en especies que se conocen de varias colectas pero restringen su distribución a unas cuantas localidades de un solo estado, como ocurre con la mayor parte de las especies de la subtribu Leiboldiinae (Redonda-Martínez, 2016).

Los géneros actualmente reconocidos en Vernonieae corresponden en su mayoría a géneros segregados a partir de secciones de *Vernonia* s.l. La mayoría son fáciles de reconocer e incluso los caracteres que los distinguen son diagnósticos; por ejemplo *Lepidaploa* se diferencia de los géneros *Vernonanthura* y *Cyrtocymura*, que también presentan inflorescencias escorpioideas, por las brácteas asociadas a las cabezuelas (Redonda-Martínez y Villaseñor, 2011). El género *Stramentopappus* se distingue de *Leiboldia* y *Lepidonia*, por el vilano pajizo multiseriado y las cipselas obovadas (Redonda-Martínez y Villaseñor, 2014; Redonda-Martínez, 2016). *Lepidonia* se caracteriza por los filarios con el ápice ampliamente ovado-apiculado (Robinson y Funk, 1987; Redonda-Martínez, 2016) y *Leiboldia* por la presencia de glándulas en la base de la cipsela por arriba del carpopodio (Redonda-Martínez, 2016, Redonda-Martínez et al., 2016a). El género *Critoniopsis* también es fácil de reconocer por los filarios deciduos en las cabezuelas maduras.

La mayor controversia en los géneros segregados de *Vernonia* s.l., se presenta en *Vernonanthura*, el cual según Robinson (1992) se diferencia de *Vernonia* s.s. por las inflorescencias piramidales y la presencia de anteras caudadas. Sin embargo, este último carácter no se presenta en las especies mexicanas transferidas a dicho género, pues las anteras caudadas tal y como las definió el mismo Robinson (1983) son aquellas que presentan una prolongación por debajo del conectivo constituida exclusivamente por células estériles. Si bien la base de las anteras de las vernonanthuras mexicanas presenta proyecciones basales, éstas no son estériles porque tienen granos de polen, por lo cual son anteras calcaradas más no caudadas (Robinson, 1983, Roque et al., 2009). Los caracteres que ayudan a definir de una mejor manera los límites entre *Vernonia* y *Vernonanthura* son el hábito y el tipo de inflorescencia, las especies mexicanas de *Vernonanthura* s.s. son arborescentes o árboreas, con inflorescencias cimoso escorpioideas, mientras que *Vernonia* presenta formas de vida herbáceas perennes o arbustivas con inflorescencias corimbiformes, umbeliformes, cimosas o tirsoides (Cuadro 4). Esta es la razón por la cual en este trabajo se reconocen únicamente dos especies de *Vernonanthura* y las cinco restantes se transfieren nuevamente a *Vernonia*, como se ha propuesto en trabajos previos (Redonda-Martínez, 2006; Redonda-Martínez y Villaseñor, 2009).

Tres taxones que Robinson (1999) considera válidos (*Vernonanthura deppeana* (Less.) H. Rob. ≡ *Vernonanthura patens* (Kunth) H. Rob., *Vernonanthura sinclairii* (Benth.) H. Rob. ≡ *Vernonanthura serratuloides* (Kunth) H. Rob., *Critoniopsis duncanii* (S.B. Jones) H. Rob. ≡ *Critoniopsis foliosa* (Benth.) H. Rob.), se reducen a sinonimia debido a la similitud morfológica que presentan con los ejemplares tipo de las especies reconocidas como válidas en este trabajo. Además

Cuadro 4: Diferencias morfológicas entre las especies mexicanas de *Vernonanthura* H. Rob y *Vernonia* Schreb.

Especie	Forma de vida	Tipo de inflorescencia	Color flores	Indumento lóbulos corola
Vernonanthura cordata (Kunth) H. Rob.	árboles	cima escorpioidea	blanco	glandular
Vernonanthura patens (Kunth) H. Rob.	árboles	cima escorpioidea	blanco	ausente
**Vernonia alamanii* DC.	arbustos	corimbiforme, umbeliforme	morado	glandular
**Vernonia barclayi* H. Rob. & C.F. Reed	arbustos	corimbiforme	morado	glandular
**Vernonia bealliae* McVaugh	arbustos	corimbiforme	morado	glandular
**Vernonia boolleana* Sch. Bip.	hierbas perennes	corimbiforme	morado	glandular
**Vernonia confusa* Redonda-Mart., Villaseñor & A. Campos	hierbas perennes	corimbiforme	morado	glandular
**Vernonia cronquistii* S.B. Jones	hierbas perennes	corimbiforme	morado	ausente
**Vernonia faustiana* (C.G. Chapm. & S.B. Jones) B.L. Turner	hierbas perennes	corimbiforme	morado	glandular
**Vernonia greggii* A. Gray	hierbas perennes	cimosa	morado	glandular
**Vernonia hintoniorum* B.L. Turner	arbustos	corimbiforme	morado	glandular
**Vernonia joyaliae* B.L. Turner		corimbiforme	morado	glandular
**Vernonia karvinskiana* DC. subsp. *karvinskiana*	arbustos	corimbiforme	morado	glandular
**Vernonia karvinskiana* DC. subsp. *inuloides* (DC.) S.B. Jones	arbustos	corimbiforme	morado	glandular
Vernonia larsenii B.L. King & S.B. Jones	hierbas perennes	corimbiforme	morado	glandular
**Vernonia liatroides* DC.	hierbas perennes	tirsoide	morado	glandular
Vernonia lindheimeri A. Gray & Engelm.	hierbas perennes	corimbiforme	morado	glandular
Vernonia marginata (Torr.) Raf.	hierbas perennes	corimbiforme	morado	glandular
Vernonia oaxacana Sch. Bip. ex Klatt	arbustos	corimbiforme	morado	glandular
**Vernonia serratuloides* Kunth.	hierbas perennes	tirsoide	morado	glandular

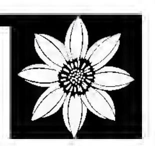
también tienen una diversidad de tricomas similar a la de las especies válidas y como se ha propuesto en otros trabajos, esta característica ha sido importante para reconocer y delimitar taxones en Vernonieae (Hunter y Austin, 1967; Jones, 1973; Faust y Jones, 1973; King y Jones, 1975; Robinson, 1977; Narayana, 1979; Redonda-Martínez y Villaseñor, 2009; Redonda-Martínez et al., 2012, 2016). Aunque el nombre *Lepidaploa arborescens* (L.) H. Rob. es válido, se excluye de este trabajo porque es un nombre restringido a las Antillas y los taxones colectados en la región continental que se han identificaco bajo ese nombre corresponden a *L. canescens* (Keeley, 1982).

Contribución de autor

RRM concibió, diseñó y realizó el estudio, así como la escritura, revisión, corrección y aprobación del manuscrito.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) con la beca (263523) otorgada para realizar estudios de posgrado, y el Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, mediante el Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP 2014).



Agradecimientos

José Luis Villaseñor, Teresa Terrazas, Rosaura Grether y Martín García-Varela revisaron una versión preliminar del manuscrito y aportaron valiosas sugerencias para mejorarlo. Georgina Ortega-Leite apoyó en la búsqueda de algunas referencias bibliográficas. Berenit Mendoza-Garfías encargada del microscopio electrónico de barrido del Instituto de Biología (UNAM), colaboró en la obtención de material fotográfico. Esteban Martínez-Salas (IB-UNAM) y Jesús López-Santiago (UNSIJ) proporcionaron fotografías de algunas especies ilustradas. María del Rosario García Peña facilitó la consulta del material tipo depositado en la colección del Herbario Nacional de México (MEXU) y gestionó los préstamos de algunos herbarios extranjeros. Finalmente, se agradece a los curadores de los herbarios CIB (Hermann Bojórquez), CIIDIR (Socorro González Elizondo), CTES (Massimiliano Dematteis), ENCB (María de la Luz Arreguín Sánchez), F (Christine J. Niezgoda), FCME (Jaime Jiménez Ramírez), IEB (Sergio Zamudio Ruíz), MEXU (David Gernandt), MO (James C. Solomon), TEX (Thomas Wendt), US (Rusty Russell), XAL (Gonzalo Castillo Campos) y XALU (Mario Vázquez) por las facilidades otorgadas para consultar las colecciones y aprobar los préstamos correspondientes.

Literatura citada

Bentham, G. 1873. Ordo LXXXVIII: Compositae. In: Bentham, G. y J. D. Hooker (eds.). Genera Plantarum. Reeve and Co. London, UK. 2(1): 163-533.

Bremer, K. 1987. Tribal interrelationships of the Asteraceae. Cladistics 3: 210-253.

Cassini, A. H. G. 1819. Suite de Sixième mémorie sur la famille des Synanthérées, contenant les caractères des tribus. Journal de Physique, de Chimie, d´Historie Naturelle et des Arts 88: 189-204.

Chapman, G. C. y S. B. Jones. 1978. Biosystematics of the Texanae Vernonias (Vernonieae: Compositae). Sida 7: 264-281.

Faust, W. Z. y S. B. Jones. 1973. The systematic value of trichome complements in a North American group of *Vernonia* (Compositae). Rhodora 75: 517-528.

Funk, V. A., J. B. Randall, S. C. Keeley, R. Chan, L. Watson, B. Gemeinholzer, E. Schilling, J. L. Panero, B. G. Baldwin, N. García-Jacas, A. Sussana y R. K. Jansen. 2005. Everywhere but Antarctica: Using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. Biologiske Skrifter 55: 343-373.

Funk, V. A., A. A. Anderberg, B. G. Baldwin, R. J. Bayer, J. M. Bonifacio, I. Bretitwieser, L. Brouillet, R. Carbajal, R. Chan, A. X. P. Coutinho, D. J. Crawford, J. V. Crisci, M. O. Dillon, S. E. Freire, M. Galbany-Casals, N. García-Jacas, B. Gemeinholzer, M. Gruenstaeudl, H. V. Hansen, S. Himmelreich, J. W. Kadereit, M. Källersjö, V. Karaman-Castro, P. O. Karis, L. Katinas, S. C. Keeley, N. Kilian, R. T. Kimball, T. K. Lowrey, J. Lundberg, R. J. McKenzie, M. Tadesse, M. E. Mort, B. Nordenstam, C. Oberprieler, S. Ortiz, P. B. Pelser, C. P. Randle, H. Robinson, N. Roque, G. Sancho, J. C. Semple, M. Serrano, T. F. Stuessy, A. Sussana, M. Unwin, L. Urbatsch, E. Urtbey, J. Vallès, R. Vogt, S. Wagstaff, J. Ward y L. E. Watson. 2009. Compositae metatrees: the next generation. In: Funk, V. A., A. Sussana, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae. International Association For Plant Taxonomy (IAPT). Viena, Austria. Pp. 747-777.

Gleason, H. A. 1906. A revision of the North American Vernonieae. Bulletin of the New York Botanical Garden 4: 144-243.

Gleason, H. A. 1922. Vernonieae. North American Flora 33: 47-110.

Gleason, H. A. 1923. Evolution and geographical distribution of the genus *Vernonia* in North America. American Journal of Botany 10(4): 187-202.

Hunter, G. E. y D. E. Austin. 1967. Evidence from trichome morphology of interspecific hybridization in *Vernonia*: Compositae. Brittonia 19(1): 38-41. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2805081

Jansen, R. K., H. J. Michaels y J. D. Palmer. 1991. Phylogeny and character evolution in the Asteraceae based on chloroplast DNA restriction site mapping. Systematic Botany 16(1): 98-115. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2418976

Jones, S. B. 1973. Revision of *Vernonia* section *Eremosis* (Compositae) in North America. Brittonia 25(2): 86-115. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2805929

Jones, S. B. 1976. Revision of *Vernonia* (Compositae), subsection Paniculatae, series Umbelliformes of the Mexican highlands. Rhodora 78: 180-206.

Jones, S. B. 1977. Vernonieae systematic review. In: Heywood, V. H., J. B. Harborne y B. L. Turner (eds.). The Biology and Chemistry of the Compositae. Academic Press. London, UK. 1: 503-521.

Jones, S. B. 1979a. Synopsis and pollen morphology of *Vernonia* (Compositae: Vernonieae) in the New World. Rhodora 81: 425-447.

Jones, S. B. 1979b. Taxonomic revision of *Vernonia* section *Leiboldia* (Compositae: Vernonieae). Castanea 44(4): 229-237.

Jones, S. B. 1981. Synoptic classification and pollen morphology of *Vernonia* (Compositae: Vernonieae) in the Old World. Rhodora 83: 59-75.

Jones, S. B. y J. G. Stutts. 1981. Three new species of *Vernonia* (Compositae: Vernonieae) from Mexico. Brittonia 33(4): 544-546. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2806761

Keeley, S. C. 1982. Morphological Variation and Species Recognition in the Neotropical taxon *Vernonia arborescens* (Compositae). Systematic Botany 7: 71-84. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2418654

Keeley, S. C. y B. L. Turner. 1990. A preliminary cladistic analysis of the genus *Vernonia* (Vernonieae: Asteraceae). In: Mabry, T. J. y G. Wagenitz (eds.). Research advances in the Compositae. Plant Systematics and Evolution Supplementum 4: 45-66. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/978-3-7091-6928-5_3

Keeley, S. C. y R. K. Jansen, 1994. Chloroplast DNA restriction site variation in the Vernonieae (Asteraceae), an initial appraisal of the relationship of New and Old World taxa and the monophyly of *Vernonia.* Plant Systematics and Evolution 193: 249-265. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/BF00983554

Keeley, S. C. y H. Robinson. 2009. Vernonieae. In: Funk, V. A., A. Sussana, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae. International Association For Plant Taxonomy (IAPT). Viena, Austria. Pp. 439-469.

Keeley, S. C., Z. H. Forsman y R. Chan. 2007. A phylogeny of the “evil tribe” (Vernonieae: Compositae) reveals Old/New World long distance dispersal: support from separate and combined congruent datasets (*trn*L-F, *ndh*F, ITS). Molecular Phylogenetics and Evolution 44(1): 89-103. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2006.12.024

Kim, K.-J. y R. K. Jansen. 1995. *ndh*F sequence evolution and the major clades in the sunflower family. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 92(22): 10379-10383.

King, B. L. y S. B. Jones. 1975. The *Vernonia lindheimeri* complex (Compositae). Brittonia. 24: 74-86. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2805649

McVaugh, R. 1984. *Vernonia.* In: Anderson, W. R. (ed.). Flora Novo-Galiciana. The University of Michigan Press. Ann Arbor, USA. 12: 1013-1039.

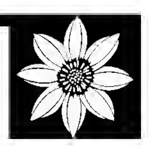
Narayana, B. M. 1979. Taxonomic value of trichomes in *Vernonia* Schreb. (Asteraceae). Proceedings of the Indian Academy of Sciences. Section B, Biological Sciences 88(5): 347-357. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/BF03046107

Panero, J. L. y V. A. Funk. 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). Proceedings of the Biological Society of Washington 115(4): 909-922.

Panero, J. L. y V. A. Funk. 2008. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: Major clades of the Asteraceae revealed. Molecular Phylogenetcs and Evolution 47: 757-782. DOI: http://dx.doi.org/10.1016//j.ympev.2008.02.011

Rabinowitz, S., S. Cairns y T. Dillon. 1986. Seven forms of rarity and their frecuency in the flora of the Brithis Isles. In: Soule, M. E. (ed.). Conservation Biology. The science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, USA. Pp. 182-203.

Redonda-Martínez, R. 2006. Delimitación taxonómica de *Vernonia* Schreb. (Familia Asteraceae, Tribu Vernonieae) y géneros afines en México. Tesis de licenciatura. Facultad



de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 76 pp.

Redonda-Martínez, R. 2016. Relaciones filogenéticas de la subtribu Leiboldiinae H. Rob. (Tribu Vernonieae, Familia Asteraceae) con base en caracteres morfológicos. Tesis de doctorado. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 236 pp.

Redonda-Martínez, R. y J. L. Villaseñor. 2009. Asteraceae, Tribu Vernonieae. In: Medina-Lemos, R., J. G. Sánchez-Ken, A. García-Mendoza, S. Arias-Montes (eds.). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán 72: 1-23.

Redonda-Martínez, R. y J. L. Villaseñor. 2011. El género *Lepidaploa* (Familia Asteraceae, Tribu Vernonieae) en México. Revista Mexicana de Biodiversidad 82(3): 782-797.

Redonda-Martínez, R. y J. L. Villaseñor. 2013. Dos nuevas combinaciones en Vernonieae (Asteraceae) de México. Revista Mexicana de Biodiversidad 84: 983-984. DOI: http://dx.doi.org/10.7550/rmb.34572

Redonda-Martínez, R. y J. L. Villaseñor. 2014. *Stramentopappus congestiflorus* (Asteraceae: Vernonieae: Leiboldiinae) a new species from Oaxaca, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 85: 1-8. DOI: http://dx.doi.org/10.7550/rmb.36354

Redonda-Martínez R. y E. M. Martínez-Salas. 2015. *Lepidonia alba* (Asteraceae: Vernonieae: Leiboldiinae) a New Species from the State of Chiapas, Mexico. Systematic Botany 40: 1137-1143. DOI: http://dx.doi.org/10.1600/036364415X690157

Redonda-Martínez, R., J. L. Villaseñor y T. Terrazas. 2012. Trichomes diversity in Vernonieae of Mexico I: *Vernonanthura* and *Vernonia* (Vernoniinae). The Journal of the Torrey Botanical Society 139(3): 235-247. DOI: http://dx.doi.org/10.3159/TORREY-D-11-00069.1

Redonda-Martínez, R., J. L. Villaseñor y T. Terrazas. 2016a. Trichomes diversity in the subtribe Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae). The Journal of the Torrey Botanical Society 143(3): 298-310. DOI: http://dx.doi.org/10.3159/TORREY-D-14-00062.1

Redonda-Martínez, R., J. L. Villaseñor y A. Campos-Villanueva. 2016b. A new species of *Vernonia* (Asteraceae, Vernonieae) from the State of Oaxaca, Mexico. Phytotaxa 282(3): 211-217. DOI: http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.282.3.4

Robinson, H. 1977. An analysis of the characters and relationships of the Tribes Eupatorieae and Vernonieae (Asteraceae). Systematic Botany 2(3): 199-208. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2418263

Robinson, H. 1980. Re-establishment of the Genus *Critoniopsis* (Vernonieae: Asteraceae). Phytologia. 46: 437-442. DOI: http://dx.doi.org/10.5962/bhl.part.14736

Robinson, H. 1983. A generic review of the Tribe Liabeae (Asteraceae). Smithsonian Contributions to Botany 54: 1-69. DOI: https://dx.doi.org/10.5479/si.0081024X.54

Robinson, H. 1987a. Studies of the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), I: The Genus *Stenocephalum* Sch. Bip. Proceedings of the Biological Society of Washington 100: 578-583.

Robinson, H. 1987b. Studies in the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), III: Two New Genera, *Cytocymura* and *Eirmocephala*. Proceedings of the Biological Society of Washington 100: 844-855.

Robinson, H. 1990. Studies in the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), VII. The Genus, *Lepidaploa*. Proceedings of the Biological Society of Washington 103: 464-498.

Robinson, H. 1992. A New Genus *Vernonanthura* (Vernonieae: Asteraceae). Phytologia 73: 65-76.

Robinson, H. 1993. A review of the genus *Critoniopsis* in Central and South America (Vernonieae: Asteraceae). Proceedings of the Biological Society of Washington 106: 606-627.

Robinson, H. 1999. Generic and Subtribal Classification of American Vernonieae. Smithsonian Contributions to Botany 89: 1-116. DOI: http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.103697

Robinson, H. 2007. Tribe Vernonieae. In: Kadereit, J. W. y C. Jeffrey (eds.). The Families and Genera of Vascular Plants. Flowering Plants Eudicots Asterales, Vol. VIII. Springer-Verlag-Wien. Berlin, Germany. Pp. 165-192.

Robinson, H. y C. F. Reed. 1973. A new species of *Vernonia* from Mexico. Phytologia 27: 52.

Robinson, H. y V. A. Funk. 1987. A phylogenetic analysis of *Leiboldia*, *Lepidonia*, and a new genus *Stramentopappus*

(Vernonieae: Asteraceae). Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 108: 213-228.

Robinson, H. y V. A. Funk. 2011. A new genus, *Nothovernonia*, from tropical Africa (Asteraceae or Compositae, Vernonieae). Phytokeys 3: 21-34. DOI: http://dx.doi.org/10.3897/ phytokeys.3.1131

Roque, N., D. J. Keil y A. Sussana. 2009. Illustrated glossary of Compositae. In: Funk, V. A., A. Sussana, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae. International Association for Plant Taxonomy (IAPT). Vienna, Austria. Pp. 781-806.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México D.F., México. 432 pp.

Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski. 1995. Vernonieae. Flora del Bajío y de regiones adyacentes 38: 1-50.

Turner, B. L. 1981. New species and combinations in Vernonia sections *Leiboldia* and *Lepidonia* (Asteraceae), with a revisional conspectus of the groups. Brittonia 33(3): 401-412. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2806430

Turner, B. L. 1988. New combinations in Mexican *Vernonia* (sect. *Lepidaploa*). Phytologia 65: 135-137. DOI: http://dx.doi.org/10.596/bhl.part.28874

Turner, B. L. 1992. A new species of *Vernonia* (Asteraceae) from Sonora, Mexico. Phytologia 73: 16-17. DOI: http://dx.doi.org/10.5962/bhl.part.6216

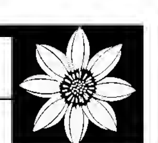
Turner, B. L. 1997. A new species of *Vernonia* (s.l.), section *Leiboldia*, (Asteraceae, Vernonieae) from easternmost Oaxaca, Mexico. Phytologia 82: 275-277.

Turner, B. L. 2007. The comps of Mexico. Chapter 8 Liabeae and Vernonieae. Phytologia Memoirs 12: 35-144.

Villaseñor, J. L., G. Ibarra y D. Ocaña. 1998. Strategies for the Conservation of Asteraceae in Mexico. Conservation Biology 12(5): 1066-1075. DOI: http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739. 1998.97171.x

Villarreal, J. A. y J. L. Villaseñor. 2004. Familia Compositae, Tribu Tageteae. Flora de Veracruz 135: 1-67.

Acta Botanica Mexicana 119: 139-144 Abril **2017**



Primer reporte y distribución de *Delastria rosea* (Pezizales: *Incertae sedis*) en México

New record and distribution of *Delastria rosea* (Pezizales: *Incertae sedis*) in Mexico

Víctor Manuel Gómez-Reyes[1,3], Marlene Gómez-Peralta[1], Gonzalo Guevara Guerrero[2]

1 Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, Herbario EBUM, Edificio R planta baja, Ciudad Universitaria, Av. Francisco J. Mújica s/n. 58030 Morelia, Michoacán, México.
2 Instituto Tecnológico de Cd. Victoria, Av. Portes Gil 1301 Pte., 87010 Cd. Victoria, Tamaulipas, México.
3 Autor para la correspondencia: vmgomez@umich.mx

Citar como:
Gómez-Reyes, V. M., M. Gómez-Peralta y G. Guevara Guerrero. 2017. Primer reporte y distribución de *Delastria rosea* (Pezizales: *Incertae sedis*) en México. Acta Botanica Mexicana 119: xx-xx. DOI:

Recibido: 4 de enero de 2016.
Revisado: 29 de septiembre de 2016.
Aceptado: 24 de noviembre de 2016.

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: *Delastria rosea* es un hongo de hábito hipogeo, se caracteriza por presentar una gleba rosa y esporas globosas con ornamentación reticulada. Se conocía hasta la fecha del norte de África, sur de Europa y California en Estados Unidos de América. El objetivo del presente trabajo es registrar *D. rosea* para la micobiota mexicana.

Métodos: Se realizaron recolectas siguiendo las recomendaciones para el estudio de los hongos hipogeos. El material estudiado proviene de bosque mesófilo de montaña del estado de Michoacán, México.

Resultados clave: Se describe *Delastria rosea* para la micobiota mexicana; se discute las semejanzas y diferencias con las descripciones europeas y norteamericanas.

Conclusiones: Se considera que los ejemplares estudiados corresponden a *Delastria rosea*, a pesar de las diferencias que presentan con las descripciones europeas y norteamericanas.

Palabras clave: Bosque mesófilo de montaña, hongos hipogeos, Michoacán, pseudotrufas, trufas.

Abstract:

Background and Aims: *Delastria rosea* is a hypogeous fungus characterized by its rose gleba and globose ascospores with reticulated ornamentation. Its previously known distribution ranges from Northern Africa, Southern Europe to California in the United States of America. The aim of this study is to record *D. rosea* for the Mexican mycobiota.

Methods: The material was collected following the recommendations for the study of hypogeous fungi. It was sampled in a cloud forest in the state of Michoacán, Mexico.

Key results: *Delastria rosea* is described for the Mexican mycobiota and similarities and differences between the European and North American descriptions are discussed.

Conclusions: We consider that the reviewed specimens correspond to *Delastria rosea*, in spite of the differences presented with the European and North American descriptions.

Key words: cloud forest, hypogeous fungi, Michoacán, pseudotruffle, truffle.

Introducción

El género *Delastria* Tul. & C. Tul. (1843), de acuerdo con el *Index fungorum*, alberga dos especies, *D. rosea* Tul. & C. Tul., (1843) y *D. supernova* A. Paz & C. Lavoise (2014). Trappe et al. (1979) ubicó a dicho género dentro de la familia Terfeziaceae por presentar esporas globosas y una ornamentación reticulada; sin embargo, aclara que las relaciones entre *Delastria* y el resto de los integrantes de la familia no son claras. Castellano et al. (2004) ubicaron al género en la familia Tuberaceae. Actualmente, de acuerdo con Lumbsch y Huhndorf (2007) y la base de datos *Index fungorum*, el género *Delastria* se ubica como *Incertae sedis* dentro

del orden Pezizales (Pezizomycetes, Ascomycota). Læssøe y Hansen (2007) mencionaron la necesidad de realizar estudios de ADN para aclarar la posición de este taxon.

Por más de 170 años, el género *Delastria* se mantuvo como monoespecífico, con una sola especie descrita, *D. rosea*, la cual se caracteriza por presentar ascocarpos subglobosos, turbinados a irregulares, de 10 a 30 mm de diámetro, blancos, aterciopelados o tomentosos; el peridio compuesto de hifas entremezcladas con células infladas isodiamétricas; y la gleba compuesta por una área fértil rosa y con numerosas venas infértiles blancas. Microscópicamente se caracteriza por las esporas globosas de 23 a 35 µm, pared lisa cuando inmaduras, pero al madurar desarrollan una ornamentación retículo alveolada con espinas de hasta 3 µm de alto. La distribución de la especie se reporta para el sur de Europa y el norte de África (Kirk et al., 2008), mientras que para Norte América fue citada por Harkness (1899) y Gilkey (1916, 1954) del estado de California en Estados Unidos de América.

La segunda especie del género, *D. supernova*, fue descrita por Paz y Lavoise (2014) con material procedente del norte de la península Ibérica. Esta especie se caracteriza por presentar un peridio de 180-250 µm en dos capas, una epicutis de 7-12 µm compuesta de hifas ramificadas, de pared delgada y una hipocutis compuesta de células subglobosas 25-35 × 20-26 µm, de pared gruesa de 2 a 3 µm, mientras que las esporas son ampliamente elipsoides a subglobosas de 24-26 × 20-22 µm, con una ornamentación retículo alveolada, con espinas de 2-3 µm de alto.

El objetivo del presente trabajo es registrar y describir *Delastria rosea* para México, así como presentar la nueva distribución del taxon, además de continuar con el reporte de los hongos con hábito hipogeo del centro de México.

Materiales y métodos

El material recolectado se estudió siguiendo las recomendaciones de Castellano et al. (1989) y Pegler et al. (1993). Los colores de los ejemplares en fresco se basaron en la carta de identificación de colores del Royal Botanic Garden Edinburgh (1969). Para examinar las características microscópicas, se realizaron cortes a mano de algunas estructuras útiles en taxonomía como ascas, ascosporas, trama himenial y peridio, principalmente, los cuales fueron montados en KOH al 5%, agua y Reactivo de Melzer. Se consideraron 30 medidas en objetivo de 100× utilizando un microscopio Motic BA300 (Hong Kong, China) con cámara digital Moticam 2300 y el software Motic Image Plus 2.0 (Motic, 2004). Los ejemplares deshidratados se encuentran depositados en la Colección de macromicetos del Herbario EBUM de la Facultad de Biología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y con un duplicado en el Herbario ITCV José Castillo Tovar del Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria.

Resultados

Descripción

Delastria rosea Tul. & C. Tul., Annls Sci. Nat., Bot., sér. 2. 19: 379. 1843.

≡ *Terfezia rosea* (Tul. & C. Tul.) Torrend, Bolm Soc. Portug. Ciênc. Nat. 1: 180. 1908. Figs. 1A-E.

Ascoma de 8-10 × 6-9 mm diámetro, globoso a subgloboso, lobulado o algo irregular; peridio blanco (2B) a blanco amarillento (3C, 4D), superficie pubescente con partículas de suelo y materia orgánica adherido, el peridio se continúa hacia la gleba formando venas internas, no se observó cambio de color con el maltrato, reacción positiva del peridio a KOH 5% de blanco amarillento a azul oscuro o negruzco; gleba sólida, con áreas redondeadas fértiles de color rosa pálido (39), rosa oscuro, rojo pálido (41), con numerosas venas blancas que se unen al peridio, que dan la apariencia de formar "paquetes" redondos al interior; olor y sabor no registrados, peridio de 250-350 µm de grosor en dos capas, una constituida por un epicutis 10-20 µm de grosor, compuesto de hifas postradas con terminaciones erectas, donde se distinguen tres tipos de hifas: las más abundantes corresponden a hifas de pared delgada, septadas, ramificadas, hialinas en

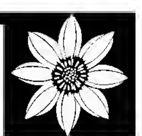


Figura 1: *Delastria rosea* Tul. & C. Tul. (*V. M. Gómez-Reyes* 892). A. ascoma, (barra=5 mm); B y C. ascosporas y asca con ascosporas (barra=10 µm); D y E. peridio (barra=50 µm); D. células claviformes terminales en epicutis; E. células pseudoparenquimatosas del subcutis. Fotos: V.M. Gómez-Reyes.

KOH, de 4-14 µm de ancho con el ápice redondeado y con partículas incrustadas en las paredes, de manera esporádica se presentan hifas de pared gruesa, septadas, azul oscuro en KOH, de 1.5-3.5 µm de ancho, aciculiformes o claviformes, el tercer tipo de hifa corresponde a hifas de pared gruesa, septadas, de color café en KOH, de 4-7 µm de ancho; la segunda capa, el subcutis presenta arreglo pseudoparenquimatoso y se compone de hifas con células isodiamétricas que van de (8)10-35(50) × (6)9-30(35) µm, de pared gruesa, 2 µm de grosor; gleba compuesta de hifas septadas, hialinas en KOH, entrelazadas de pared delgada, de 3-8 µm de ancho y células globosas isodiamétricas entremezcladas de 5-12 × 10-24 µm; ascas de (80)100-135 × (30)40-55 µm, hialinas, clavadas, de pared delgada con un corto pedúnculo, 3(-4) esporas por asca; ascosporas de 17-26 × 17-24 µm sin la ornamentación, globosas a subglobosas (Q=1-1.12, promedio 1.04), de jóvenes lisas, cuando maduras desarrollan un exosporio retículo alveolado, amarillo verdoso en KOH, inamiloides, alveolos irregulares, formado de 2-4 celdas, mientras que la parte externa forma espinas piramidales, 4-7 µm de alto, 3-5 µm en la base, en algunas se observa el ápice curvo.

Habito, hábitat y temporada: hipogeo, solitario, bajo *Carpinus caroliniana* Walter en bosque mesófilo de montaña. Se ha colectado de julio a septiembre.

Material revisado: MÉXICO. Michoacán, Uruapan, La Alberca, Toreo el Alto, 19°29'29.65"N, 102°00'18.25"O, 2015 m, 17.VII.2015, *V. M. Gómez-Reyes 892* (EBUM!), 19°29'27.28"N, 102°00'17.10"O, 2018 m 11.IX.2015, *A. M. Ortega Gómez s.n.* (EBUM!, ITCV!).

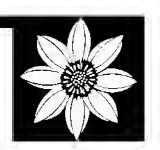
Discusión

El género *Delastria* se suma a la lista de ascomicetos con hábito hipogeo citados para México. Otros géneros de este grupo presentes en el país son *Carbomyces* Gilkey, *Elaphomyces* Nees, *Genea* Vittad., *Geopora* Harnk., *Gilkeya* M.E. Sm., Trappe & Rizzo, *Hydnobolites* Tul. & C. Tul., *Pachyphloeus* Tul. & C. Tul., *Mattirolomyces* E. Fisch. y *Tuber* P. Micheli ex F.H. Wigg. (Trappe y Guzmán, 1971; Trappe et al., 1979; Cázares et al., 1992; Smith et al., 2006; Trappe y Cázares, 2006; Guevara et al., 2008; 2012; 2013; 2015; Healy et al., 2009; Kovács et al., 2011; Castellano et al., 2012; Gómez-Reyes et al., 2012; Moreno et al., 2012). En conjunto se han citado 41 especies de ascomicetos para México, incluyendo este nuevo registro de *Delastria rosea*.

El género *Delastria* se distingue de otros géneros de ascomicetos con hábito hipogeo por la gleba con áreas redondeadas de color rosa y venas blancas, mientras que el peridio es evanescente en la madurez y pubescente en ejemplares jóvenes. La distribución conocida de las dos especies descritas de *Delastria* abarca del Norte de África al sur de Europa (Montecchi y Sarasini, 2000) y California en Estados Unidos de América (Harkness, 1899; Gilkey, 1916; 1939; 1954).

Delastria rosea se distingue de *D. supernova* por el tamaño de las esporas y el largo de las espinas del exosporio. *Delastria rosea,* de acuerdo con Montecchini y Sarasini (2000) y Calonge et al. (1985), presenta esporas de 20 a 35 µm y espinas hasta de 3-5 µm de alto, en ambos casos con base en material europeo. Gilkey (1939), con base en material de California, menciona que las esporas son de 22-30 µm y las espinas hasta de 5 µm, mientras que *D. supernova* presenta esporas de 24 a 36 µm y las espinas más cortas de 2-3 µm.

Los ejemplares mexicanos presentan algunas diferencias con las descripciones europeas y norteamericanas (Calonge et al., 1985; Gilkey, 1939; Montecchini y Sarasini, 2000), principalmente en la medida de las esporas. En conjunto las describen de 20-35 µm con espinas hasta de 5 µm, mientras que las colectas mexicanas presentan esporas más pequeñas de 17-25 µm y espinas de 5-7 µm de alto. Otra diferencia son los hábitats; los ejemplares mexicanos se recolectaron en bosque mesófilo de montaña y en posible asociación con *Carpinus caroliniana*, mientras que *D. rosea* en Europa se encuentra asociada con arbustos del mediterráneo y con *Pinus pinaster* Aiton en suelo arenoso.



Los ejemplares mexicanos de *Delastria rosea*, a pesar de las diferencias con las descripciones de Europa, presentan suficiente similitud por lo que consideramos que efectivamente pertenecen a esta especie. Sin embargo, estudios de ADN en el futuro podrán confirmar esta identificación.

Contribución de los autores

VMGR recolectó y revisó el material; además, escribió el primer borrador del artículo; MGP y GGG revisaron el material y concordaron en la identificación taxonómica, además corrigieron y contribuyeron sustancialmente en la versión final. VMGR, MGP y GGG contribuyeron sustancialmente en la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

VMGR agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo otorgado para la estancia posdoctoral Vinculada al Fortalecimiento de la Calidad del Posgrado Nacional. MGP agradece y reconoce el apoyo de la Coordinación de la Investigación Científica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo a través del proyecto 8.15 "Catálogo de hongos hipogeos (trufas y pseudotrufas) del Sistema Volcánico Transversal de Michoacán". GGG agradece al Programa de Mejoramiento del Profesorado, Dirección General de Educación Tecnológica y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo brindado en esta investigación.

Agradecimientos

Se agradece a los dos revisores anónimos por los comentarios y observaciones que contribuyeron al manuscrito.

Literatura citada

Calonge, F. D., A. Rocabruna, M. Tabarés y N. B. Rodríguez. 1985. Nuevos datos sobre los hongos hipogeos de España. II. Géneros *Balsamia*, *Delastria* y *Genea*, novedades para el catálogo español. Boletín de la Sociedad Micológica 9: 57-64.

Castellano, M. A., J. M. Trappe, Z. Maser y C. Maser. 1989. Keys to spores of the genera of hypogeous fungi of North temperate forests with special reference to animal mycophagy. Mad River Press. Eureka, USA. 186 pp.

Castellano, M. A., J. M. Trappe y D. L. Luoma. 2004. Secuestre Fungi. In: Mueller, G. M, G. F. Bills and M. S. Foster (eds.). Biodiversity of Fungi, Inventory and Monitoring Methods. Elsevier Academic Press. London, UK. Pp. 197-213.

Castellano, M. A., G. Guevara, J. García y J. M. Trappe. 2012. *Elaphomyces appalachiensis* and *E. verruculosus sp. nov.* (Ascomycota, Eurotiales, Elaphomycetaceae) from Eastern North America. Revista Mexicana de Micología 35: 17-22.

Cázares, E., J. García, J. Castillo y J. M. Trappe. 1992. Hypogeous fungi from Northern Mexico. Mycologia 84(3): 341-359. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/3760186

Gilkey, H. M. 1916. A revision of the Tuberales of California. University of California Publications in Botany 6(11): 275-356.

Gilkey, H. M. 1939. Tuberales of North America. Oregon State College. Studies in Botany 1: 1-39.

Gilkey, H. M. 1954. Tuberales. North American Flora. Series II, Part I. The New York Botanical Garden. New York, USA. 36 pp.

Gómez-Reyes, V. M., I. R. Hernández-Salmeron, A. Terrón-Alfonso y G. Guevara. 2012. Estudio taxonómico de *Elaphomyces* spp. (Ascomycota, Eurotiales, Elaphomycetaceae) de Michoacán, México. Revista Mexicana de Micología 36: 57-62.

Guevara, G., G. Bonito, E. Cázares, J. Rodríguez, R. Vilgalys y J. M. Trappe. 2008. *Tuber regimontanum*, new species of truffle from Mexico. Revista Mexicana de Micología 26: 17-20.

Guevara, G., B. Stielow, H. Tamm, E. Cázares-González y M. Göker. 2012. *Genea mexicana*, sp. nov., and *Geopora tolucana* sp. nov., new hypogeous Pyronemataceae from Mexico, and the taxonomy of *Geopora* reevaluated. Mycological Progress 11: 711-724. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/s11557-011-0781-y

Guevara, G., G. Bonito y E. Cázares. 2013. Revisión del género *Tuber* (Tuberaceae: Pezizales) de México. Revista

Mexicana de Biodiversidad S39-S49. DOI: http://dx.doi.org/10.7550/rmb.31981

Guevara, G., G. Bonito, E. Cázares-González, R. Healy, R. Vilgalys y J. Trappe. 2015. Novel *Tuber* spp. (Tuberaceae, Pezizales) in the Puberulum Group from Mexico. Ascomycete.org 7(6): 367-374.

Harkness, H. W. 1899. Californian Hypogæous fungi. Proceedings of the California Academy of Sciences, Serie 3, Botany I(8): 241-293.

Healy, R. A., G. Bonito y G. Guevara. 2009. The truffle genus *Pachyphloeus* in the U.S. and Mexico: phylogenetic analysis and a new species. Mycotaxon 107: 61-71. DOI: http://dx.doi.org/10.5248/107.61

Index fungorum. 2016. *Index fungorum* base de datos. http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp. (consultado octubre de 2016).

Kirk, P. M., P. F. Cannon, D. W. Minter y J. A. Stalpers (eds.). 2008. Ainsworth & Bisby´s Dictionary of the Fungi. CABI. Wallinford, UK. 771 pp.

Kovács, G. M., J. M. Trappe, A. M. Alsheikh, K. Hansen, R. A. Healy y P. Vági. 2011. *Terfezia* disappears from the American truffle mycota as two new genera and *Mattirolomyces* species emerge. Mycologia 103(4): 831-840. DOI: http://dx.doi.org/10.3852/10-273

Læssøe, T. y K. Hansen. 2007. Truffle trouble: what happened to the Tuberales? Mycological Research 111: 1075-1099. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.mycres.2007.08.004

Lumbsch, H. T. y S. M. Huhndorf. 2007. Notes on ascomycete systematics. Nos. 4408-4750. Myconet 13: 59-99.

Montecchi, A. y M. Sarasini. 2000. Funghi ipogei d'Europa. Associazione Micologica Bresadola, Fondazione Centro Studi Micologici. Vicenza, Italia. 714 pp.

Moreno, G., M. Lizárraga, M. Esqueda, R. Galán y P. Alvarado. New records of little-known species of *Carbomyces* (Carbomycetaceae, Ascomycota). Mycotaxon 120: 89-98. DOI: http://dx.doi.org/10.5248/120.89

Motic. 2004. Motic Image Plus 2.0. Motic China group. Co., Ltd. Hong Kong, China. http://www.motic.com.

Paz, A. y C. Lavoise. 2014. Propuesta de dos nuevas especies de hongos hipogeos y una primera cita para la Península Ibérica. Boletín Micológico de FAMCAL 8: 71-86.

Pegler, D. N., B. M. Spooner y T. W. K. Young. 1993. British truffles, a revision of British hypogeous fungi. Royal Botanic Gardens, Kew, UK. 242 pp.

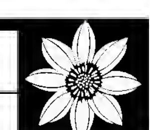
Royal Botanic Garden Edinburgh. 1969. Flora of British Fungi, Color Identification Chart. 5 ed. Scotland, UK.

Smith, M. E., J. M. Trappe y D. M. Rizzo. 2006. *Genea*, *Genabea* and *Gilkeya* gen. nov.: ascomata and ectomycorrhiza formation in *Quercus* Woodland. Mycologia 98(5): 699-716. DOI: http://dx.doi.org/10.3852/mycologia.98.5.699

Trappe, J. M. y G. Guzmán. 1971. Notes on some hypogeous fungi from Mexico. Mycologia 63: 317-332. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/3757764

Trappe, J. M., G. Guzmán G. y C. Vázquez-Salinas. 1979. Observaciones sobre la identificación, distribución y usos de los hongos del género *Elaphomyces* en México. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 13: 145-150.

Trappe, J. M. y E. Cázares. 2006. *Tuber guzmanii*, a new truffle from Southern México. International Journal of Medicinal Mushrooms 8(3): 279-282. DOI: http://dx.doi.org/10.1615/IntJMedMushr.v8.i3.90



Hoffmannia uxpanapense (Rubiaceae), una nueva especie del sur de Veracruz y Oaxaca, México

Hoffmannia uxpanapense (Rubiaceae), a new species from southern Veracruz and Oaxaca, Mexico

Gonzalo Castillo-Campos[1,2], Alma Patricia Bautista-Bello[1]

1 Instituto de Ecología, A.C., Red de Biodiversidad y Sistemática, carretera Antigua a Coatepec Núm. 351, El Haya, 91070 Xalapa, Veracruz, México.

2 Autor para la correspondencia: gonzalo.castillo@inecol.mx

Citar como:
Castillo-Campos, G. y A. P. Bautista-Bello. 2017. *Hoffmannia uxpanapense* (Rubiaceae), una nueva especie del sur de Veracruz y Oaxaca, México. Acta Botanica Mexicana 119: xx-xx. DOI

Recibido: 11 de septiembre de 2015.
Revisado: 28 de octubre de 2016.
Aceptado: 26 de enero de 2017.

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: La revisión de especímenes de herbario de *Hoffmannia* (Rubiaceae) y las intensivas exploraciones por los autores originaron el descubrimiento de nuevas especies de este género. Se describe e ilustra a *Hoffmannia uxpanapense* Cast.-Campos y Bautista-Bello como una nueva especie del sur de México, colectada en la selva alta perennifolia de Uxpanapa en Veracruz y Oaxaca.

Métodos: Se revisaron los ejemplares del género *Hoffmannia* para el estado de Veracruz, se elaboró una matriz de datos morfológicos y se llevó a cabo un análisis de conglomerados para diferenciar a las especies y detectar sus similitudes.

Resultados clave: Los ejemplares identificados como "*H. wendtii*" presentaron caracteres morfológicos diferentes a las especies ya descritas en este género. Dado que este nombre no ha sido publicado, se consideró como una especie nueva aún por describir formalmente. Este taxon muestra similitudes con *H. cuneatissima, H. minuticarpa* y *H. arqueonervosa*. Sin embargo, *H. uxpanapense* difiere por ser un arbusto trepador, con entrenudos del tallo más largos, inflorescencias más grandes y un mayor número de flores de color blanco por inflorescencia.

Conclusiones: *Hoffmannia uxpanapense* se integra a un grupo de especies endémicas de México (*H. cuneatissima, H. minuticarpa* y *H. arqueonervosa*), y se considera a este nuevo taxon como endémico de la zona sur de Veracruz y Oaxaca.

Palabras clave: arbusto trepador, especie endémica, *Hoffmannia arqueonervosa, Hoffmannia cuneatissima, Hoffmannia minuticarpa*.

Abstract

Background and Aims: The revision of herbarium specimens of *Hoffmannia* (Rubiaceae) and the extensive exploration by the authors has resulted in the discovery of new species within this genus. *Hoffmannia uxpanapense* Cast.-Campos and Bautista-Bello is described and illustrated as a new species of the Rubiaceae family from southern Mexico, collected in the evergreen tropical forest of Uxpanapa in Veracruz and Oaxaca.

Methods: The specimens of the genus *Hoffmannia* of the state of Veracruz were studied, a matrix of morphological data was elaborated, and a cluster analysis was carried out to differentiate the species and to detect their similarities.

Key results: The specimens identified as "*H. wendtii*" presented different morphological characters to the species already described in this genus. As this name has not been published, it was considered as a new species that still needs to be formally described. This species shows similarities with *H. cuneatissima, H. minuticarpa* and *H. arqueonervosa*. Nevertheless, *H. uxpanapense* differs by being a climbing shrub, with larger internodes on the stem, larger inflorescences and a greater number of white flowers per inflorescence.

Conclusions: *Hoffmannia uxpanapense* belongs to a group of endemic species of Mexico (*H. cuneatissima*, *H. minuticarpa* and *H. arqueonervosa*), and this new taxon is considered as endemic of the southern zone of Veracruz and Oaxaca.

Key words: climbing shrub, endemic species, *Hoffmannia arqueonervosa, Hoffmannia cuneatissima, Hoffmannia minuticarpa*.

Introducción

Hoffmannia Sw. (Rubiaceae - Hamelieae) es uno de los géneros grandes de la familia y contiene entre 100 y 125 especies (Standley y Williams, 1975; Burger y Taylor, 2012), distribuidas principalmente en la región neotropical desde México y Las Antillas hasta Sudamérica (Standley, 1934; Standley y Williams, 1975; Dwyer, 1980; González y Poveda, 2004; Borhidi, 2006; Burger y Taylor, 2012). La mayoría de las especies se encuentran en las zonas montañosas del sur de México y en América Central (Williams, 1973; Taylor y Gereau, 2011).

Hoffmannia es un género poco conocido, dentro del mismo grupo es difícil de separar a los taxa, dado que en una misma población se puede presentar una variación sorprendente de varios de sus caracteres morfológicos, incluidos el tamaño, forma de las hojas y el color de las flores (Dwyer, 1969; Burger, 1999). Parte de esta variación se debe probablemente a los diferentes niveles de ploidía que se pueden presentar, particularmente a lo largo de un gradiente altitudinal (Kiehn, 1995).

El género *Hoffmannia* está representado en México por 34 especies de arbustos y hierbas (Borhidi, 2006; 2012), de las cuales cerca de 50% se encuentran en Veracruz. Considerando la variación morfológica de este género, los ejemplares de la nueva especie de *Hoffmannia* estuvieron ubicados bajo el nombre de *H. wendtii*, que tentativamente le había asignado D.H. Lorence. Este nombre no fue publicado porque Lorence después consideraba que este taxon y *Hoffmannia rhizantha* Standl. son una misma especie (com. pers.). Sin embargo, al hacer los análisis estadísticos con los caracteres morfológicos se pudo observar que *H. rhizantha* es diferente a las demás especies arbustivas localizadas en Veracruz (Fig. 1). De las 34 especies solo *Hoffmannia minuticarpa* Dwyer & Lorence, *H. cuneatissima* B.L. Rob. y *H. arqueonervosa* Cast.-Campos presentan algunas características morfológicas similares a *Hoffmannia* sp. nov. (Figs. 1 y 2, Cuadro 1). Por lo tanto en este trabajo se describe un nuevo taxon del género *Hoffmannia* del sur de Veracruz y Oaxaca, México.

Materiales y métodos

Se revisaron los especímenes del género *Hoffmannia* colectados para Veracruz y depositados en los herbarios más grandes de México (CHAPA, ENCB, MEXU y XAL), con un microscopio estereoscópico Carl Zeiss

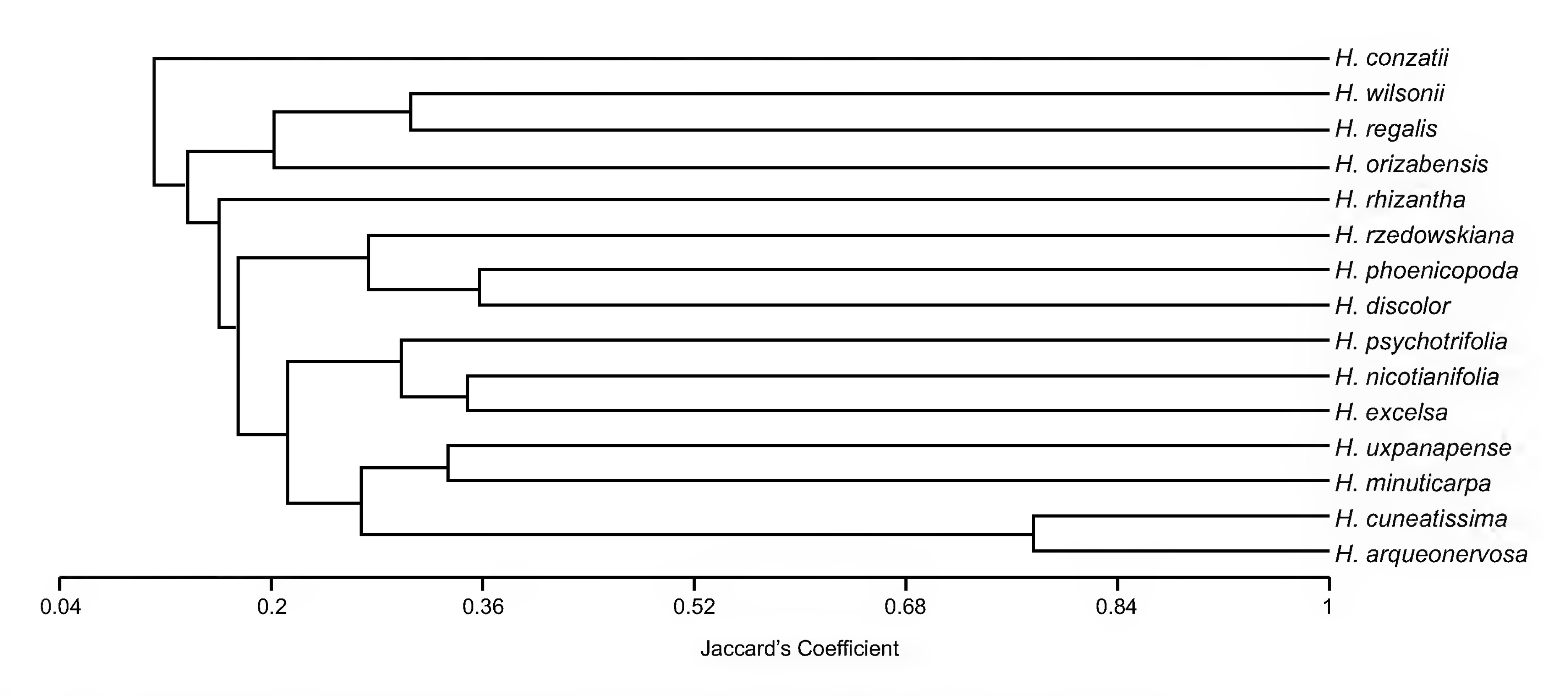
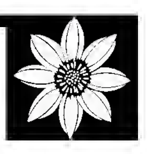


Figura 1: Dendrograma de agrupamiento de especies de acuerdo a la similitud de sus caracteres morfológicos.



Cuadro 1: Comparación entre *Hoffmannia uxpanapense* Cast.-Campos y Bautista-Bello, *H. arqueonervosa* Cast.-Campos, *H. cuneatissima* B.L. Rob. y *H. minuticarpa* Dwyer & Lorence.

Caracteres	*H. uxpanapense* Cast.-Campos y Bautista-Bello	*H. arqueonervosa* Cast.-Campos	*H. cuneatissima* B.L. Rob	*H. minuticarpa* Dwyer & Lorence
Altitud (m s.n.m.)	100-200	1600	1500-1600	500-1200
Tipo de vegetación	Selva alta perennifolia	Bosque mesófilo	Bosque mesófilo	Selva alta perennifolia, bosque mesófilo, bosque de encino
Forma biológica	Arbusto trepador	Arbusto	Arbusto	Arbusto
Entrenudos (longitud, cm)	2-12	1.5-8.5	4-5	1.2-4
Haz de hojas	Glabro, raramente con pelos adpresos	Glabro, ligeramente lustroso	Ligeramente pubescente	Pubescente
Envés	Esparcidamente punteado	Frecuentemente punteado	No punteado	No punteado
Margen	Glabro	Glabro	Ciliado	Ligeramente ciliado
Nervios laterales (pares)	7-8(-10)	9-12	8-9	10-18
Peciolo (longitud cm)	2.2-8	2.5-9.8	0.8-2	1.5-5.5
Inflorescencia (longitud cm)	2.5-7	2-2.8	2	2.5-3
Número de flores por inflorescencia	6-15	1-4(-5)	4-5	6-8
Pedúnculo de la inflorescencia (longitud mm)	20-50	0.7-1.5	10-11	5.3-9.2
Pedicelo (indumento)	Glabros	Glabros	Estrigosos	Estrigosos
Corola (longitud mm)	2.4-3.2	7-11	4-5	5-6
Corola (longitud del tubo mm)	0.3	2-4	1.4-2	1.2-1.4
Color de la corola	Blanca	Amarilla, matizada de rosa	Amarillenta	Amarillenta, verde
Estigma	Bifurcado	Bifurcado	Linear	Linear

(Stemi 2000-C, Barrington, EUA). En la revisión del género *Hoffmannia* (Rubiaceae) para Veracruz, se encontraron cuatro especímenes con caracteres morfológicos diferentes a las especies ya descritas. Con 93 caracteres de las descripciones de 15 especies de *Hoffmannia,* registradas para Veracruz y los especímenes colectados en el sur de Veracruz y Oaxaca, se integró una matriz de presencia-ausencia (Cuadro 2) para evaluar su similitud mediante el índice de Jaccard (Sneath y Sokal, 1973). Utilizando el método de la media aritmética no ponderada (UPGMA), se generó un dendrograma de similitud con una escala de 0-1, donde 0 representa 100% de diferencia en sus caracteres y 1, 100% de similitud, con el apoyo del programa Multi Variate Statistical Package (MVSP), versión 3.1 (Kovach, 1999).

Resultados

El análisis de conglomerados agrupó a los especímenes que tenían el nombre de *Hoffmannia wendtii*, nom. herb., con las tres especies endémicas de México (*H. cuneatissima*) y Veracruz (*H. arqueonervosa* y *H. minuticarpa*), formando - con la nueva especie - un grupo de cuatro especies endémicas para México, con una similitud aproximada de 0.28 (Figura 1). La especie más

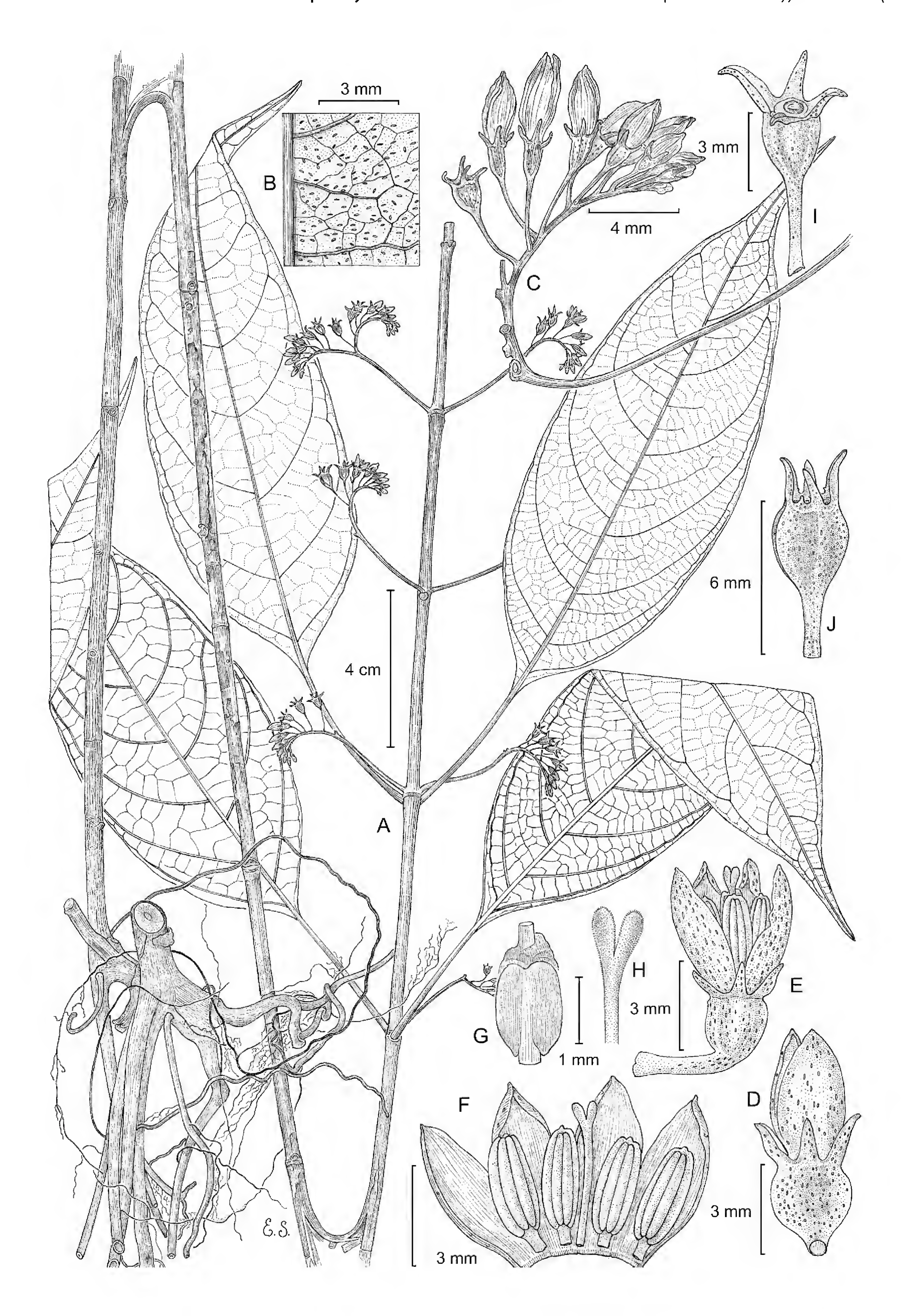
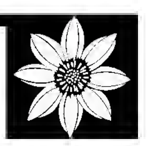


Figura 2: *Hoffmannia uxpanapense* Cast.-Campos y Bautista-Bello. A. rama mostrando la posición e inserción de las hojas, con flores y botones; B. envés de la hoja esparcidamente punteado; C. inflorescencia; D. botón; E. flor; F. botón abierto; G. ovario; H. estigma bifurcado; I, J. fruto inmaduro. Ilustración de Edmundo Saavedra, basada en los ejemplares *T. Wendt 2588*, *3405* (CHAPA, MEXU).

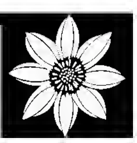


Cuadro 2: Matriz de datos morfológicos de las especies del género *Hoffmannia* Sw. presentes en Veracruz, donde 0=ausencia, 1=presencia. En las columnas se consideró conveniente sustituir el nombre de las especies por un número progresivo: 1=*H. arqueonervosa* Cast.-Campos, 2=*H. conzattii* B.L. Rob, 3=*H. cuneatissima* B.L. Rob, 4=*H. discolor* (Lem.) Hemsl., 5=*H. excelsa* (Kunth) K. Schum, 6=*H. minuticarpa* Dwyer & Lorence, 7=*H. nicotianifolia* (M. Martens & Galeottii) L.O. Williams, 8=*H. orizabensis* Standl., 9=*H. phoenicopoda* K. Schum., 10=*H. psychotrifolia* (Benth.) Griseb., 11=*H. rhizantha* Stndl., 12=*H. regalis* (Hook.) Hemsl., 13=*H. uxpanapense* Cast.-Campos y Bautista-Bello, 14=*H. wilsonii* Standl., 15=*H. rzedowskiana* Cast.-Campos y Bautista-Bello & Lorence.

Caracteres		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Forma biológica	arbusto	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0
	hierba	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
Altura	0-1 m	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
	1-4 m	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0
	5 m o más	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Longitud de la lámina	0.8-9 cm	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
	4-25 cm	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1
	12-42 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
Ancho de la lámina	0.8-3 cm	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
	1-11 cm	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0
	6-18 cm	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1
Forma de la lámina	elíptica	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0
	elíptica-oblanceolada	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0
	elíptica-ovada	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
	espatulada	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
	oblanceolada	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
	oblonga	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	obovada	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0
Base	aguda	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0
	atenuada	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
	cuneada	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0
	decurrente	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0
	obtusa	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0
	redondeada	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Ápice	acuminado	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
	agudo	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1
	apiculado	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	obtuso	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	redondeado	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
No. de nervios	3-7 pares	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	5-13	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1
	8-15	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
	11-20	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0

Cuadro 2: Continuación.

Caracteres		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Tipo de nervadura	broquidódroma	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
	eucamptódroma	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1
Peciolo	sésil	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	0.2-3 cm	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0.3-5 cm	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	0.4-5.5 cm	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1
	1.2-12 cm	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
Estípulas	1-2 mm	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1
	2-4 mm	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
	3-10 mm	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
Forma de las estípulas	elíptica	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	triangular	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1
Tamaño de la inflorescencia	1-3 cm	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0
	2-7 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
	3-15 cm	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Tipo de inflorescencia	cimosa	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0
	fasciculada	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
Pedúnculo	0.2-0.8 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	0.5-2 cm	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
	0.5-2.8 cm	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
	2-11 cm	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1
	2-30 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Pedicelo	1-7 mm	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0
	3-14 mm	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Cáliz	0.2-0.8 mm	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
	0.3-1.5 mm	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
	0.5-1(3) mm	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	1-3(6) mm	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
Forma	agudo	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
	deltado	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	linear	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	oblongo	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Color de la flor	amarilla	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0
	anaranjada	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	blanca	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	matizado de rosado	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



Cuadro 2: Continuación.

Caracteres		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
	matizado de verde	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	roja	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
	rosada	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
	verde	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Tubo	0.5-3 mm	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0
	2-4 mm	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0
	4-9 mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	8-9 mm	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Lobos	0.2-1 mm	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1.5-3.5 mm	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
	2-4 mm	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	3-5 mm	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
	4-8 mm	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0
Anteras	6-12 mm	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Forma del fruto	elipsoidales	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
	globosos	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
	lanceolados	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	obovados	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	subgloboso	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1
Color del fruto	fuchsia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	lila-morado	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
	negro	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	rojo	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1
	rosado	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0

relacionada con *Hoffmannia* sp. nov. es *H. minuticarpa* con una similitud aproximada de 0.33 (Fig. 1). Considerando la similitud que presenta *Hoffmannia* sp. nov. con las especies localizadas en Veracruz, se puede definir claramente como un nuevo taxon (Fig. 1, Cuadro 1). Todas las especies de *Hoffmannia* que ocurren en Veracruz (*H. arqueonervosa*, *H. conzattii* B.L. Robins., *H. cuneatissima*, *H. excelsa* (Kunth) K. Schum., *H. minuticarpa*, *H. nicotianifolia* (Mart. & Gal.) L.O. Williams, *H. orizabensis* Standl., *H. psychotrifolia* (Benth. in Oerst.) Griseb., *H. regalis* (Hook. f.) Hemsl., *H. rhizantha*, *H. wilsonii* Standl., y *Hoffmannia* sp. nov.) son arbustos, con excepción de *H. rzedowskiana* Cast.-Campos, Bautista-Bello y Lorence, *H. phoenicopoda* K. Schum. y *H. discolor* (Lem.) Hemsl. que son hierbas. Todos estos taxa solo crecen en vegetación primaria, por lo que están fuertemente amenazados en el estado de Veracruz, si las comunidades vegetales donde se encuentran localizados desaparecen por el cambio de uso del suelo.

Hoffmannia uxpanapense Cast.-Campos y Bautista-Bello, sp. nov. Fig. 2.

TIPO: MÉXICO. Veracruz, municipio de Uxpanapa, 8.2 km al norte de la terracería La Laguna - Río Grande, sobre el camino a ejido Belisario Domínguez, selva alta perennifolia, 130 m s.n.m., 16.VII.1980, *T. Wendt et al. 2588* (holotipo: CHAPA!, isotipo: MEXU!).

Hoffmannia uxpanapense is related to *H. minuticarpa*; however, it differs by being a climbing shrub, with stem internodes 2-12 cm long, petioles 2.2-8 cm long, ovate-elliptical blades, 7-8(-10) pairs of lateral veins, inflorescences 2.5-7 cm long, with 6-15 flowers per inflorescence, inflorescence peduncles 2-5 cm long, glabrous floral pedicels, white flowers, corolla 2.4-3.2 mm long and the bifurcate stigma.

Planta arbustiva, trepadora, 1-3 m de alto, tallo erecto, glabro, entrenudos 2-12 cm de longitud; hojas opuestas, ascendentes, láminas ovada-elípticas, 8-17(-21) × 3.5-7.5 cm, haz glabro, en ocasiones con pelos adpresos, lustroso, envés esparcidamente punteado, verde pálido, margen entero, ápice acuminado, base cuneada a decurrente, nerviación eucamptódroma, nervios laterales 7-8(-10) pares, peciolo 2.2-8 cm de longitud, 1 mm de grueso, glabro, punteado, ligeramente acostillado, estípulas triangulares, 1.1 × 1.1 mm de ancho en la base; inflorescencia axilar, cimosa, 2.5-7 × 2.5-3.5 cm, 1 inflorescencia por nudo; flores blancas, 6-15 por inflorescencia, pedúnculos de 2-5 cm de longitud, 1 mm de grueso, pedicelos de 2-5 × 2 mm, glabros; cáliz 4-lobado, lóbulos triangulares, 1.1-2 × 0.2-0.4 mm; tubo de la corola 0.3 × 0.4 mm; corola de 2.4-3.2 mm de longitud, glabra externa e internamente, lóbulos 4, de 3.4-4.1 × 1.2 mm; estambres 4, 3-3.2 mm de longitud, anteras 2.3 × 0.4 mm, glabras, basifijas, filamento 0.3 mm de longitud, estilo 3.3 mm de longitud, estigma bifurcado, de 0.4 × 1.1 mm, lóbulos 0.3 mm de longitud; ovario 1.1-2.3 × 1.1-2 mm; fruto abayado, verde, 2.4-4 mm de longitud, glabro.

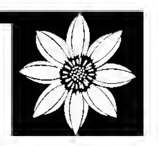
Especímenes adicionales examinados: MÉXICO. Veracruz, municipio de Uxpanapa, lomas al S del Poblado Once, cerca de 27 km al E de La Laguna, *T. Wendt et al. 3405* (CHAPA, MEXU), *4031* (MEXU). Oaxaca, municipio de Santa María Chimalapa, San Antonio Nuevo Paraíso, a 1 km en línea recta al W, por el camino al Plan de la Ceiba, *J.E. Rivera H. et al. 1397* (MEXU), *1402* (MEXU).

Fenología: *Hoffmannia uxpanapense* florece de junio a agosto y fructifica de septiembre a noviembre.

Eponimia: El nombre de la nueva especie está dedicado a la localidad de Uxpanapa, Veracruz y límites con Los Chimalapas, Oaxaca, lugar donde crece el taxon.

Distribución y hábitat: Después de varias salidas de campo para colectar más especímenes en los límites de Veracruz con Oaxaca y no encontrar la planta, se llegó a la conclusión de que *Hoffmannia uxpanapense* restringe su distribución a la selva alta perennifolia del sur de Veracruz, probablemente endémica de esa región de México.

Hoffmannia uxpanapense es una especie que forma parte del estrato arbustivo de la selva alta perennifolia en los afloramientos calizos de la zona de Uxpanapa, Veracruz y en los Chimalapas, Oaxaca, tanto en áreas de vegetación secundaria como en las bien conservadas de la selva alta perennifolia *sensu* Miranda y Hernández X. (1963), en altitudes de 100 a 200 m. Las zonas tienen generalmente un clima tropical lluvioso, con temperatura media anual del mes más frío mayor a 18 °C (García, 1988). En la selva alta se asocia en el estrato arbóreo principalmente con *Cedrela odorata* L., *Dialium guianense* (Aubl.) Sandwith, *Guarea glabra* Vahl, *Guarea tonduzii* C. DC., *Guatteria* spp., *Lonchocarpus* spp., *Poulsenia armata* (Miq.) Standl., *Pouteria* spp., *Pterocarpus* spp., *Quararibea funebris* (La Llave) Vischer y *Rinorea guatemalensis* (S. Watson) Bartlett. En el estrato arbustivo los taxa más comunes son *Ardisia pellucida* Oerst., *Leandra dichotoma*



(Pav. ex D. Don) Cogn., *Neea psychotrioides* Donn. Sm., *Psychotria elata* (Sw.) Hammel y *Psychotria deflexa* DC. El estrato herbáceo está caracterizado por *Anthurium pedatoradiatum* Schott, *Aphelandra aurantiaca* (Scheidw.) Lindl., *Begonia pustulata* Liebm., *Blechnum schiedeanum* (Schltdl. ex C. Presl) Hieron., *Chamaedorea elatior* Mart., *Hoffmannia discolor* (Lem.) Hemsl. y *Reinhardtia gracilis* (H. Wendl.) Drude ex Dammer.

Discusión y Conclusión

Hoffmannia uxpanapense es un arbusto endémico del sur de Veracruz y Oaxaca, confinado a altitudes bajas en las reducidas selvas tropicales de los límites de Veracruz con Los Chimalapas, Oaxaca. El ser un arbusto trepador lo hace distintivo de las demás especies arbustivas conocidas para México y Veracruz. Está relacionada con *H. minuticarpa*, que también es un arbusto endémico de las selvas tropicales, bosque mesófilo de montaña y encinares de la sierra de Los Tuxtlas, Veracruz, que habita en altitudes de 500 a 1200 m. Sin embargo, las diferencias en sus caracteres morfológicos de *Hoffmannia uxpanapense* con *H. minuticarpa* son de hasta 70% de acuerdo al análisis estadístico y con las demás especies arbustivas localizadas en el estado de 25% aproximadamente (Fig. 1), incluyendo a las otras tres especies endémicas (*Hoffmannia cuneatissima, H. minuticarpa* y *H. arqueonervosa*) con las cuales también está relacionada, pero de cuales difiere por presentar flores blancas además de otros caracteres (Fig. 1, Cuadro 1).

Contribuciones de autores

GCC concibió y diseñó el estudio, participó en la revisión de los especímenes, diseñó la integración de la matriz de datos, realizó los análisis e interpretación de los mismos y escribió el manuscrito. ABB participó en la revisión de los ejemplares, en la captura de los datos, en el análisis de los mismos y en la escritura del manuscrito.

Financiamiento

Este trabajo se desarrolló con el apoyo del Instituto de Ecología, A.C. (proyecto 20030-10134 GCC).

Agradecimientos

Nuestro agradecimiento a E. Saavedra por la elaboración de la ilustración y a Ma. Elena Medina Abreo por sus atinados comentarios. A los curadores de los herbarios CHAPA, ENCB, MEXU y XAL por permitirnos examinar las colecciones, a los revisores anónimos que gracias a sus observaciones logramos esclarecer mejor esta contribución.

Literatura citada

Borhidi, A. 2006. Rubiáceas de México. Académiai Kiadó. Budapest, Hungría. 512 pp.

Borhidi, A. 2012. Rubiáceas de México. Académiai Kiadó. Budapest, Hungría. 608 pp.

Burger, W. C. 1999. Two new species of *Hoffmannia* (Rubiaceae) from Panama, with remarks on the circumscription of Mesoamerican species of the genus. Novon 9(1): 13-17. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/3392108

Burger, W. C. y C. M. Taylor. 2012. *Hoffmannia* Sw. Rubiaceae a Verbenaceae. Flora Mesoamericana 4(2): 1-533.

Dwyer, J. D. 1969. The genus *Hoffmannia* (Rubiaceae) in Panama. Annals of the Missouri Botanical Garden 56(2): 269-286. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2394842

Dwyer, J. D. 1980. Rubiaceae. Flora of Panama. Annals of the Missouri Botanical Garden 67: 1-522.

García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Ed. Offset Larios. México, D.F., México. 252 pp.

González, A. L. y L. Poveda. 2004. *Hoffmannia stephaniae* (Rubiaceae), una nueva especie de Costa Rica. Lankesteriana 4(3): 183-185. DOI: http://dx.doi.org/10.15517/lank.v4i3.21255

Kiehn, M. 1995. Chromosome survey of the Rubiaceae. Annals of the Missouri Botanical Garden 82(3): 398-408. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2399890

Kovach, W. 1999. MVSP-a Multivariate Statistical Package for Windows, version 3.1. Kovach Computing Services. Pentraeth, UK.

Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 28: 29-179.

Sneath, R. y R. Sokal. 1973. Numerical taxonomy, the principles and practice of numerical classification. W. H. Freeman and Co. San Francisco, USA. 573 pp.

Standley, P. C. 1934. Rubiaceae. North America Flora 32(3-4): 159-300.

Standley, P. C. y L. O. Williams. 1975. Rubiaceae. Flora of Guatemala. Fieldiana, Botany 24(XI:1/3): 1-274. DOI: http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.2421

Taylor, C. M. y R. E. Gereau. 2011. Rubiacearum Americanarum magna hama pars XXVI: New species of *Hoffmannia* (Hamelieae) and more comments on the genus. Novon 21(1): 94-117. DOI: http://10.3417/2009118

Williams, L. 1973. *Hoffmannia* from Mexico and Central America. Fieldiana, Botany 36(6): 51-60. DOI: http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.2555

Acta Botanica Mexicana
núm. 119 Abril 2017

abm.ojs.inecol.mx